



INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT URBAIN SUR LES PASSEREAUX : UNE APPROCHE ÉCO-PHYSIOLOGIQUE ET ÉCO-TOXICOLOGIQUE

Alizée Meillere

► To cite this version:

Alizée Meillere. INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT URBAIN SUR LES PASSEREAUX : UNE APPROCHE ÉCO-PHYSIOLOGIQUE ET ÉCO-TOXICOLOGIQUE. Sciences de l'environnement. Université La Rochelle, 2015. Français. NNT : . tel-01360620

HAL Id: tel-01360620

<https://hal.science/tel-01360620>

Submitted on 6 Sep 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE

pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

École Doctorale Sciences pour l'Environnement Gay Lussac

Spécialité : Physiologie, Biologie des organismes, Populations, Interactions

Présentée par

Alizée MEILLÈRE

INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT URBAIN SUR LES PASSEREAUX : UNE APPROCHE ÉCO-PHYSIOLOGIQUE ET ÉCO-TOXICOLOGIQUE

Directeurs de Thèse : Frédéric ANGELIER & François BRISCHOUX

Soutenue le 09 octobre 2015 devant la Commission d'Examen

JURY

Anders Pape MØLLER, Directeur de Recherche, Université Paris-Sud

Julien GASPARINI, Maître de Conférences, Université Pierre et Marie Curie

Sandrine MEYLAN, Professeur, Université Pierre et Marie Curie

Paco BUSTAMANTE, Professeur, Université de La Rochelle

Frédéric ANGELIER, Chargé de Recherche, CEBC-CNRS

François BRISCHOUX, Chargé de Recherche, CEBC-CNRS

Rapporteur

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

Directeur de Thèse

Directeur de Thèse

REMERCIEMENTS

C'est au moment de les écrire que je me rends vraiment compte que j'ai eu énormément de chance d'être aussi bien entourée. Sans vous tous, cette thèse n'aurait jamais pu aboutir.

Mes premières lignes vont à **Fred et François**. Je pense sincèrement que je n'aurais pas pu rêver mieux comme encadrement de thèse. Tout d'abord, merci à tous les deux de m'avoir donné la chance de faire ce doctorat et de m'avoir accompagné comme vous l'avez fait tout au long de ce dernier. Merci pour votre soutien, votre investissement, vos conseils, votre réactivité et efficacité (j'espère un jour l'être autant que vous !), et aussi votre humour qui ont rendu mon travail avec vous si agréable et si enrichissant. Je ne m'étendrais pas sur toutes les raisons pour lesquelles je suis reconnaissante à chacun sinon ça risque d'être long. Vous m'avez tous les deux vraiment beaucoup apporté. Promis, après la soutenance je vous ferai du café ! Merci pour tout...

Je tiens ensuite à remercier tout particulièrement **Olivier C.** C'est grâce à toi que j'ai commencé au CEBC, que j'y suis revenue, et que j'ai fini par y faire cette thèse. Merci d'avoir cru en moi et de m'avoir toujours soutenue. Un grand merci également à toute ta petite famille pour tous les bons moments passés ensemble, et surtout, merci pour la Belle Cabresse.

Et évidemment, un très très grand merci à tout le reste de **l'équipe Ecophy**. Ce n'est vraiment pas donné à tout le monde de travailler dans un environnement aussi enrichissant et dans une telle ambiance. En particulier, **Xavier B.**, merci pour ta « merveilleuse » signature qui m'a permis de faire cette thèse, et **Olivier L.**, merci pour tous les bons moments passés au labo ou en dehors. Et bien sûr, MERCI à tous les thésards et postdocs Ecophy, **Sabrina, Dédé, Pierre, Héloïse, Jacquie** et **Aurélie**. Vous êtes juste formidables et rien n'aurait été pareil sans vous.

Je tiens enfin à remercier très sincèrement **Julien Gasparini, Anders Pape Møller, Sandrine Meylan** et **Paco Bustamante** pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse et d'évaluer mes travaux.

Étant donné l'importante partie de terrain et d'analyses de laboratoire que représente cette thèse, je tiens également à remercier et à témoigner toute ma reconnaissance à tous ceux qui y ont participé d'une manière ou d'une autre, et sans qui je ne m'en serais jamais sortie.

Tout d'abord, je remercie la **Région Poitou-Charentes**, le **Conseil Général des Deux-Sèvres**, le **CNRS** et la **Fondation Fyssen** pour le soutien financier nécessaire à l'accomplissement de cette thèse.

Dans la mise en place des différents projets...

Un très grand merci à **Simon, Christian et Patrice**, pour la fabrication des nichoirs et mangeoires, leur installation (et les nombreuses réparations !), et pour leur soutien technique dans les différentes manips de cette thèse.

Je remercie aussi la **Mairie de Niort**, **ASF**, **l'ONF**, **l'ONCFS**, les **directeurs des écoles élémentaires Émile Zola, Louis Aragon, Pierre de Coubertin et Les Brizeaux**, et le **directeur du McDonald de Niort**, pour nous avoir autorisés à installer nos nichoirs dans les différents sites.

Merci également à **Fabien Mercier** pour m'avoir formé à la capture au filet et au baguage des passereaux, et à **Pierre-Yves Henry, Olivier Dehorter et Pierre Fiquet** du CRBPO, pour toute leur aide dans la mise en place du programme de prélèvements de plumes sur moineau domestique.

Pour l'aide sur le terrain...

Tout d'abord un grand grand merci à toute la « Team Moineaux », **Gwendoline & Léa** (pour les deux saisons !), **Delphine, Marine, Guillaume, Coline, Julie & Tic** (bon, même si toi t'étais pas vraiment mon stagiaire). Merci pour toute l'aide que vous m'avez apporté sur le terrain, pour m'avoir aidé à supporter les longues heures à fixer des filets (les Kinder maxi ont grandement aidé) et pour avoir enduré mes « craquages ». Deux saisons de terrains de 6 mois non-stop c'est long, et sans vous ça n'aurait pas été possible.

Un très grand merci également à tous ceux qui m'ont donné un coup de main pour les captures et/ou la récolte des roadkills. Je ne pourrais malheureusement pas tous vous citer ici car la liste serait trop longue. Un merci tout particulier à **Dédé**, grand vainqueur toutes catégories, à **Matthieu et Fabrice**, très bons seconds exæquos, et à **mes colocs** pour les captures du dimanche à la maison. Et bien sûr, **Fred et François**, merci pour votre investissement et votre aide précieuse sur le terrain, et notamment, Fred, pour tes merveilleuses lectures de bagues au McDo, et François, pour toutes les situations incongrues qu'on a pu vivre pendant les sessions de captures.

Je suis enfin extrêmement reconnaissante à tous les bagueurs qui ont bénévolement participé à notre programme de prélèvement de plumes : **Jérémy Bauwin, Olivier Benoit-Gonin, Jacques Besnault, Nicolas Boileau, Philippe Carruette, Bernard Chanchus, Jean-Michel Coquillat, Sylvain Courant, Rémi Fondeux, Fabrice Gallien, Roger Garcin, Thomas Gouëlle, Maxime Leuchtmann, Jean-Paul Marcq, Claude Maurice, Patrick Mulot, Georges Oliosio, Philippe Ollivier, Jérôme Paoli, Pierre-Yves Perroi, Romain Provost, Xavier Rozec, Bertrand Scaar, Benjamin Vollot & Pascal Zeddum**. Un immense merci à tous.

Pour les très nombreux dosages...

Un grand merci à **Charline, Colette, Stéphanie et Cécile** au CEBC et à **Carine et Maud** au LIENSs pour votre aide considérable dans les dosages. Et un énorme merci tout particulier à **Bruno**. Merci pour les milliers d'heures passées à mesurer ou broyer des plumes, pour le suivi des nichoirs à mésanges en forêt, pour nos virées à La Rochelle et pour la pizza. Heureusement que tu étais là !

... et pour mon énergie et mon moral

Un immense merci à **Christophe C.** et **Arnaud V.** qui nous régalaient tous les jours. Je dois bien avouer que certains jours c'est la pensée du resto qui m'aidait à me lever le matin (surtout les jours saucisse de Toulouse !). On a vraiment beaucoup de chance de vous avoir. Merci, merci, merci...

Enfin une thèse au CEBC c'est surtout une aventure humaine intense. Alors, un très très grand merci à tous les stagiaires, thésards et contractuels et à tout le personnel du labo, pour avoir fait de ces maintenant presque 5 années une expérience formidable.

À mes colocs de la vie, **Baptiste, Dédé et Pierre**, un merci ne serait pas suffisant. Vous avez été ma force. Vous m'avez tellement apporté qu'une thèse entière ne suffirait pas pour vous dire à quel point je vous remercie et vous aime. Je ne m'étendrais donc pas plus ici. MERCI pour tout et plus encore. Je vous aime.

À ma p'tite **Sabrina**, merci d'avoir toujours été là, et ce, depuis le premier jour. Merci pour nos plus belles soirées, nos pubs qui dégénèrent, les cappuccinos de 16 heures ou encore les rédactions en plein milieu de la nuit ! Un immense merci également à **Alice** (mon petit rayon de soleil), pour nos premiers pas de volleyeuses professionnelles, pour ta douceur, ta gentillesse, et ton tempérament d'italienne, **Laurie**, pour les merveilleuses soirées cuir/moustache et ton sens de l'orientation légendaire, **Yves**, pour nos débuts en cuisine et nos discussions philosophiques, **Jof**, pour ta petite tenue de cycliste et tes cris au volley, et **Fabrice**, pour ta bonne humeur, tes aventures dans la piscine et tous les roadkills.

Un très grand merci également à toute la coloc d'Olbreuse, passée ou présente : à ma p'tite **Sophie**, pour m'avoir toujours soutenue, pour ton amitié et pour tous les grands moments passés ensemble, notamment à Lille, **Aurel**, pour nos shooting photos improbables et toutes tes étourderies, **Rémi**, pour arriver à supporter mon humour souvent lourd (je sais que ça ne doit pas toujours être facile), **Flo**, pour ton magnifique petit short rouge qui m'a toujours fait rêver, et **Gildas**, pour être toujours le premier partant pour l'apéro. Et bien sûr, je tiens à remercier toute la coloc de Secondigné, **Jade, Matthieu** (et Cacao), **Chichi** (et tes briquets) et **Kévin**, pour avoir toujours essayé de nous concurrencer pour le titre de la meilleure coloc, sans jamais y parvenir... En particulier, **Jade**, un immense merci pour tes talents au petit bac, tes aventures avec les belettes et ta gentillesse à toute épreuve, et **Matthieu**, pour être le seul à m'avoir fait confiance avec des ciseaux.

Je n'oublie pas non plus tous les anciens, **Cédric, Émilie, Marina, Lulu, Déborah, Chloé, Ambre, Meumeu, Gaëtan, Tim, Joan, Agnès, Elie, Valentin, Max L., Franck, Max P., Laurent G., Lorelei, Guillaume B., Laura, Tom, Etienne, Ronan**, et **Hélène**, sans qui le labo n'aurait vraiment pas été pareil. Merci à vous tous pour tous ces souvenirs inoubliables.

Enfin, un très grand MERCI à tous les volleyeurs, du labo ou d'ailleurs, pour m'avoir permis de me défouler (souvent, et même peut-être un peu trop souvent). En particulier, les grands habitués du volley au CEBC, **Alice, Jade** (et la valve), **So, Bat, Laurie** (Nooooooooon), **Dédé, Meumeu** (the bassin-breaker), **Jof, Rémi, Flo**, et **Paul** (tout particulièrement pour mon poignet...), et toute l'équipe du Niort Volley Bières, **Ben, Gio, Nico, Bertrand, Ludo & Christophe**.

Pour finir, je remercie du fond de mon cœur **ma famille** et **mes amis de toujours**, et en particulier, **mes parents, Chichinou, Ambrinette**, ma **Lili**, et bien sûr, **Paul**, pour leur soutien inconditionnel. Encore une fois, une thèse entière ne suffirait pas pour exprimer à quel point je vous suis reconnaissante. Je vous aime de façon inconditionnelle. Vous avez toujours été là pour moi, dans les meilleurs moments comme dans les plus difficiles. C'est grâce à vous que j'en suis là, je vous dois tout.

À Momo...

ARTICLES INCLUS DANS CE MÉMOIRE

- ARTICLE 1 :** MEILLÈRE, A., BRISCHOUX, F., PARENTEAU, C. & ANGELIER, F. (2015) Influence of Urbanization on Body Size, Condition, and Physiology in an Urban Exploiter: A Multi-Component Approach. *PLoS One*, **10**, e0135685.
- ARTICLE 2 :** MEILLÈRE, A., BRISCHOUX, F., BUSTAMANTE, P., MICHAUD, B., PARENTEAU, C., MARCIAU, C. & ANGELIER, F. Corticosterone levels in relation to trace element contamination along an urbanization gradient in the Common blackbird (*Turdus merula*). *En Préparation pour Science of the Total Environment*.
- ARTICLE 3 :** MEILLÈRE, A., BRISCHOUX, F., & ANGELIER, F. (2015) Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behavioral Ecology*, **26**, 569–577.
- ARTICLE 4 :** ANGELIER, F., MEILLÈRE, A., GRACE, J.K., TROUVÉ, C. & BRISCHOUX, F. No evidence for an effect of traffic noise on the development of the corticosterone stress response in an urban exploiter. *Soumis à General and Comparative Endocrinology*.
- ARTICLE 5 :** MEILLÈRE, A., BRISCHOUX, F., RIBOUT, C. & ANGELIER, F. (2015) Traffic noise exposure shortens nestlings' telomeres in house sparrows. *Biology Letters*, **11**, 20150559.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE	- 1 -
1. L'URBANISATION : UN PHÉNOMÈNE MONDIAL	- 2 -
2. LE MILIEU URBAIN : UN MILIEU EXTRÊMEMENT MODIFIÉ	- 5 -
2.1. De profonds changements d'occupation du sol.....	- 5 -
2.2. Des modifications du climat, de l'hydrologie et des sols.....	- 6 -
2.3. Des pollutions accrues.....	- 7 -
2.4. Des modifications des ressources.....	- 10 -
3. IMPACT DE L'URBANISATION SUR LA BIODIVERSITÉ	- 11 -
3.1. Les défis de la vie urbaine.....	- 11 -
3.2. Impact de l'urbanisation à l'échelle des communautés.....	- 16 -
3.3. ... et à l'échelle des populations et des individus ?.....	- 20 -
4. PROBLÉMATIQUES ET OBJECTIFS DE LA THÈSE	- 22 -
4.1. Une évaluation difficile de l'influence de l'environnement urbain sur les espèces ...	- 22 -
4.2. Des contraintes de la vie urbaine encore mal comprises.....	- 25 -
4.3. Objectifs de la thèse	- 26 -
 CHAPITRE 1 : IMPACT DE L'URBANISATION SUR LA CONDITION ET LA PHYSIOLOGIE, APPORTS DE L'ÉTUDE DU STRESS ET DE LA CONTAMINATION PAR LES MÉTAUX LOURDS CHEZ LES PASSEREAUX	- 29 -
1. CONTEXTE GÉNÉRAL.....	- 30 -
2. RÉSUMÉ DES MÉTHODES	- 35 -
2.1. Captures d'individus au filet et prélèvements	- 35 -
2.2. Collecte de merles victimes du trafic routier.....	- 37 -
2.3. Résumé des mesures, prélèvements et analyses de laboratoire (voir Tableau X)	- 37 -
3. IMPACT DE L'URBANISATION SUR LA TAILLE, LA CONDITION ET LA PHYSIOLOGIE DU STRESS CHEZ LE MOINEAU DOMESTIQUE	- 40 -
ARTICLE 1	- 40 -
RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES :	- 60 -

4. NIVEAUX DE STRESS EN LIEN AVEC LA CONTAMINATION PAR LES MÉTAUX LOURDS LE LONG D'UN GRADIENT D'URBANISATION CHEZ LE MERLE NOIR.	- 68 -
--	--------

ARTICLE 2:	- 68 -
------------------	--------

5. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 1	- 95 -
------------------------------------	--------

CHAPITRE 2 : LES EFFETS PEU CONNUS DE LA POLLUTION SONORE, UNE APPROCHE EXPÉRIMENTALE..... - 97 -

1. CONTEXTE GÉNÉRAL.....	- 98 -
--------------------------	--------

2. RÉSUMÉ DES MÉTHODES	- 101 -
------------------------------	---------

2.1. Protocole expérimental.....	- 101 -
----------------------------------	---------

2.2. Suivi de la reproduction des moineaux	- 102 -
--	---------

3. IMPACT DE L'EXPOSITION CHRONIQUE A UN BRUIT DE TRAFIC ROUTIER SUR LE COMPORTEMENT ANTI-PRÉDATEUR ET LES PERFORMANCES DES PARENTS	- 104 -
---	---------

ARTICLE 3	- 104 -
-----------------	---------

4. IMPACT DE L'EXPOSITION CHRONIQUE À UN BRUIT DE TRAFIC ROUTIER SUR LE DÉVELOPPEMENT PHÉNOTYPIQUE DES POUSSINS	- 114 -
---	---------

ARTICLE 4	- 114 -
-----------------	---------

ARTICLE 5	- 137 -
-----------------	---------

5. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 2	- 154 -
------------------------------------	---------

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES..... - 156 -

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... - 164 -

ANNEXES..... - 186 -

ANNEXE 1.....	187
---------------	-----

ANNEXE 2	192
----------------	-----

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. L'URBANISATION : UN PHÉNOMÈNE MONDIAL

L'urbanisation se place à l'heure actuelle parmi les phénomènes à l'origine des changements les plus importants induit par l'homme sur notre planète (McKinney, 2002; Grimm et al., 2008a). Depuis le développement des villes, le taux d'urbanisation¹ à l'échelle mondiale a atteint des niveaux sans précédents, et devrait continuer à augmenter à un rythme important (United Nations, 2015). En effet, alors que la population humaine mondiale ne cesse d'augmenter, depuis maintenant un peu plus d'un siècle, elle connaît également un changement rapide et profond de son mode de vie ayant pour conséquence une tendance à la concentration de la population dans les villes. À titre d'exemple, en 1950, près de 30 % de la population mondiale vivait en ville, contre à peine 3 % en 1800. Aujourd'hui, la population mondiale est même devenue plus urbaine (54 % en 2014) que rurale, et il est prévu que ce taux atteigne les 66 % à l'horizon 2050 (United Nations, 2015), soit une distribution quasiment inverse à celle observée 100 ans auparavant. Bien qu'il existe une grande diversité dans les niveaux d'urbanisation des différentes régions du monde, le processus d'urbanisation croissante est un phénomène global (**Figure A**), et est également vraie à l'échelle du territoire français (voir **Encadré A**).

Plus important encore, l'accroissement de la population urbaine s'accompagne d'une expansion importante des zones urbaines sur les espaces alentours. En effet, le nombre et la superficie des villes augmente également, et ce à un rythme encore plus effréné. Actuellement, l'expansion urbaine progresse en moyenne deux fois plus rapidement que le rythme de la croissance démographique urbaine (Angel et al., 2011; United Nations, 2015). En 2000, la superficie de l'espace urbain mondial couvrait environ 600 000 km², et il est prédit qu'elle pourrait augmenter de 1,2 millions de km² d'ici 2030, soit une superficie triplée en l'espace de 30 ans (Angel et al., 2011; Seto et al., 2012). Bien que les zones urbaines ne représentent qu'une faible part de la superficie des terres émergées de la Terre (0,5 % à l'heure actuelle), l'urbanisation est à l'origine de changements environnementaux globaux (Grimm et al., 2008a). Notamment, de récentes prévisions indiquent qu'une expansion urbaine d'une telle envergure pourrait résulter en une perte considérable d'habitats dans de nombreux « hotspots » de biodiversité (environ 440 000 km² converti en zones urbaines), menacer un grand nombre d'espèces, et contribuer fortement aux émissions de dioxyde de carbone associées à la déforestation (Seto et al., 2012).

¹ Taux d'urbanisation : proportion (exprimée en %) de personnes habitant en zones urbaines.

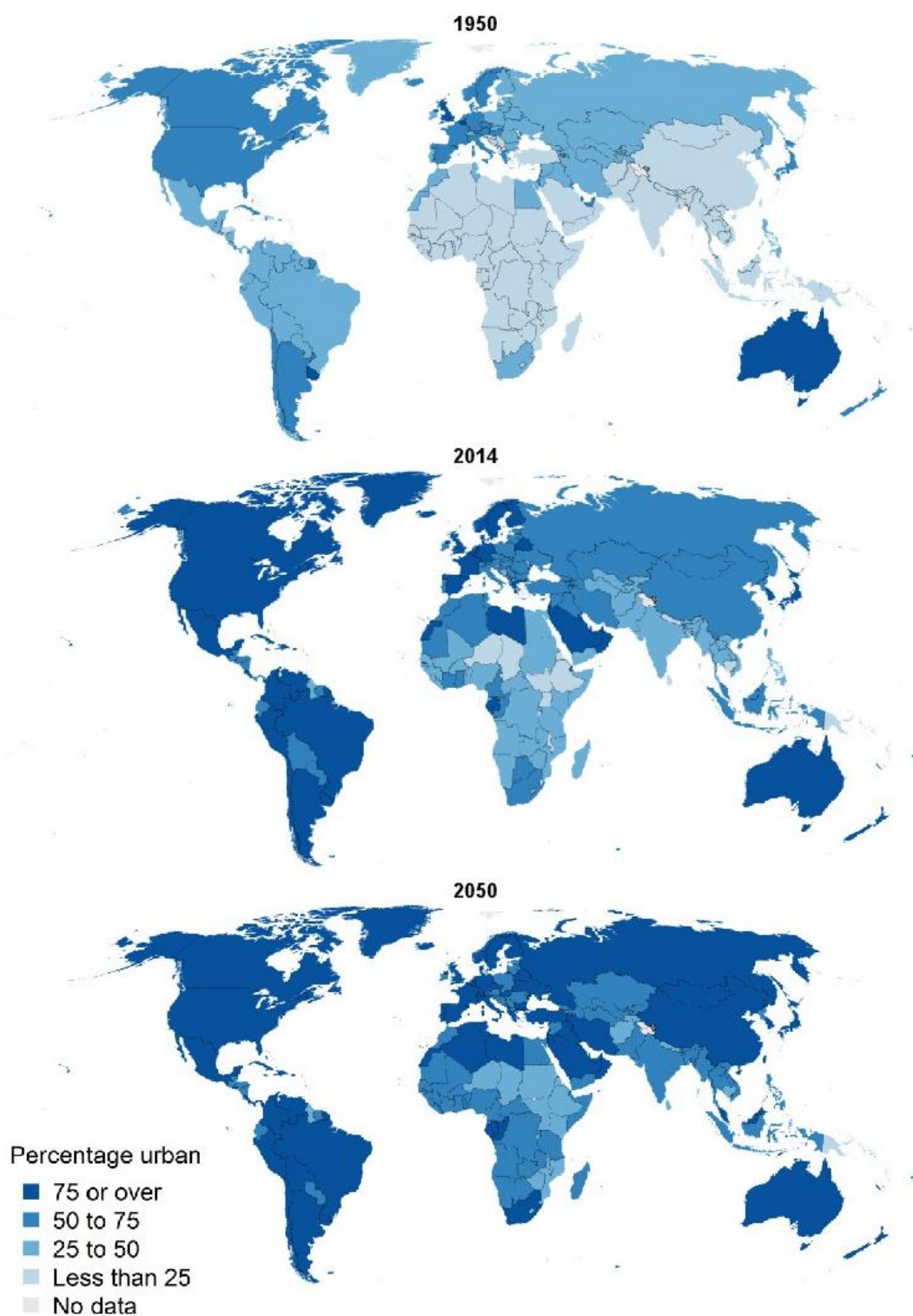


Figure A : Pourcentage de la population vivant dans des zones urbaines, 1950, 2014 et 2050.

(Source: United Nations, 2015)

Encadré A : Urbanisation, le cas de la France.

La France n'échappe pas au phénomène mondial d'urbanisation croissante (**Figures B et C**). Aujourd'hui, 79,5 % de la population française est urbaine, contre 55 % en 1950, et il est prévu que plus de 86 % des français vivront dans des zones urbaines à l'horizon 2050, soit plus de 63 millions de citoyens (United Nations, 2015).

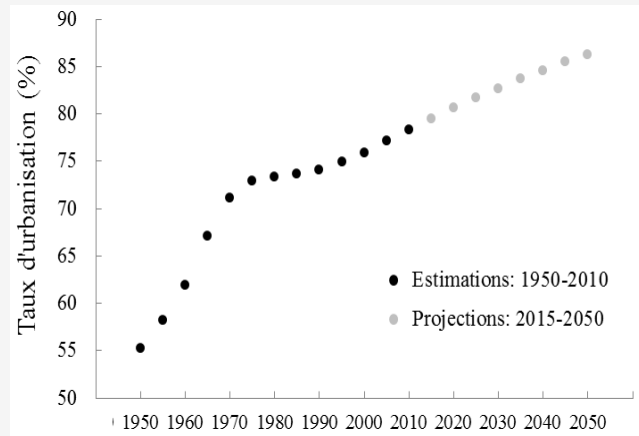


Figure B : Cent ans d'évolution du taux d'urbanisation en France. (Source : données d'après United Nations, 2015)

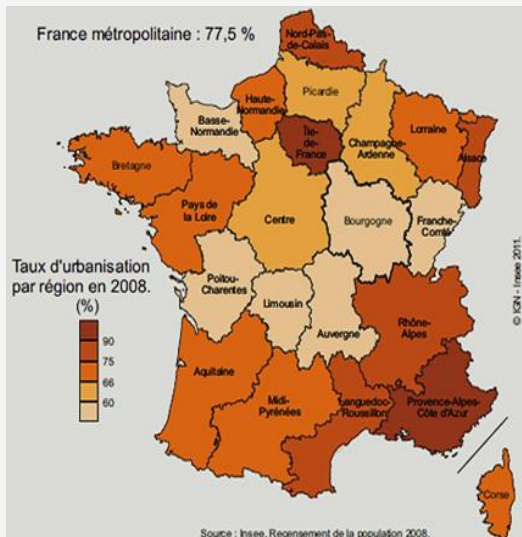


Figure C : Taux d'urbanisation par région en France en 2008. (Source : INSEE)

Actuellement, la France fait partie des 50 pays (21^{ème}) qui devraient connaître les plus importants déclin de leurs populations rurales d'ici 2050, avec un changement relatif de la population rurale française de -25 % entre 2014 et 2050 (soit environ 3,3 millions d'habitants en moins dans les campagnes ; United Nations, 2015).

À l'échelle locale et régionale, l'étalement urbain est à l'origine de transformations anthropogéniques extrêmes et souvent irréversibles des espaces naturels ou agricoles (McKinney, 2002, 2006; Grimm et al., 2008a). En effet, l'urbanisation est une forme drastique de conversion des terres, caractérisée par une augmentation de la densité de population et la mise en place de structures anthropiques permanentes telles que des habitations, des industries, des réseaux de transport et d'autres infrastructures associées (Medley et al., 1995; McDonnell et al., 1997;

McKinney, 2002). Le paysage urbain représente donc un écosystème unique, divergeant très distinctement des campagnes alentours dans un grand nombre de caractéristiques (McKinney, 2002; Pickett et al., 2011). L'urbanisation croissante soulève de nombreuses questions concernant les conséquences d'un tel développement sur la biodiversité et, dans ce contexte, il apparaît donc essentiel d'identifier les caractéristiques des écosystèmes urbains afin de mieux comprendre quelles contraintes la vie urbaine impose aux espèces.

2. LE MILIEU URBAIN : UN MILIEU EXTRÊMEMENT MODIFIÉ

2.1. De profonds changements d'occupation du sol

Au sein des villes, les conditions de vie sont complètement modifiées par rapport à l'environnement naturel. Tout d'abord, l'urbanisation entraîne de rapides et profondes modifications du paysage et des changements d'occupation du sol généralement irréversibles (McKinney, 2002, 2006; Jaeger et al., 2010). L'urbanisation se caractérise en effet par la mise en place de structures anthropiques permanentes au détriment d'espaces naturels ou agricoles (Medley et al., 1995; McDonnell et al., 1997; McKinney, 2002; Er et al., 2005; Cadenasso et al., 2007). Elle s'accompagne donc d'une dégradation, d'une fragmentation et d'une artificialisation des habitats (Marzluff & Ewing, 2001; McKinney, 2002). De manière générale, les zones urbaines sont constituées par une mosaïque d'habitats particulièrement hétérogènes où des zones d'habitats construits, de diverses formes et fonctions, prédominent et se mélangent à de petites zones de reliquats de végétation (Medley et al., 1995; Marzluff & Ewing, 2001; McKinney, 2002; Cadenasso et al., 2007). La fragmentation, notamment, peut être particulièrement importante en milieu urbain car les parcelles de végétation (naturelles ou créées par l'homme) sont isolées les unes des autres par la matrice de bâtiments, routes et autres surfaces imperméables (Marzluff & Ewing, 2001; Cadenasso et al., 2007). Enfin, la structure et la composition des communautés végétales sont généralement fortement modifiées dans les environnements urbains (McKinney, 2002), avec une très forte tendance à la perte d'espèces végétales natives au profit d'espèces exotiques, qui elles deviennent particulièrement abondantes (Kowarik, 1990; Bertin, 2002; DeCandido, 2004).

2.2. Des modifications du climat, de l'hydrologie et des sols

La physionomie particulière du paysage urbain entraîne des modifications de nombreux facteurs abiotiques tels que le climat, l'hydrologie et les caractéristiques des sols (Botkin & Beveridge, 1997; Grimm et al., 2008a; Pickett et al., 2011). Le phénomène connu sous le nom « d'îlot de chaleur urbain » (ou « urban heat island » ; Oke, 1995) est certainement un des exemples les plus documentés de modification du climat par les activités anthropiques. En comparaison des zones rurales alentours, les températures en villes ont tendances à être plus élevées, en particulier la nuit (Kalnay & Cai, 2003; Grimm et al., 2008a; Pickett et al., 2011). Par exemple, la ville de New York présente des températures moyennes de 2 à 3 °C supérieures à celles enregistrées dans d'autres sites le long d'un gradient d'urbanisation de 140 km (McDonnell et al., 1997). Les différences de températures sont directement liées aux caractéristiques de la couverture du sol du milieu urbain (faible surface végétale, importance des surfaces imperméables, goudronnées et vitrées) et aux activités humaines (usines, moteurs de véhicules, etc. ; Akbari et al., 2001; Voogt & Oke, 2003; Foley et al., 2005; Pickett et al., 2011). De plus, les centres urbains sont les principales sources d'émissions de gaz à effet de serre et sont donc impliqués dans les changements climatiques globaux (Grimm et al., 2008a).

L'urbanisation affecte également les systèmes hydrologiques (Paul & Meyer, 2001; Walsh et al., 2005). En effet, du fait d'une surface de couvert végétal réduite, l'évapotranspiration est fortement diminuée en milieu urbain. De même, l'étendue des surfaces imperméables altère le régime de ruissellement et les processus d'infiltration de l'eau, conduisant à une augmentation des écoulements de surfaces et une diminution du niveau des nappes d'eau souterraines (Paul & Meyer, 2001; Walsh et al., 2005). De plus, les eaux de surfaces en milieu urbain sont généralement fortement chargées en nutriments, métaux lourds, et autres contaminants à cause du lessivage des surfaces imperméables (toits, bitume) et des rejets industriels et ménagers (Paul & Meyer, 2001; Hatt et al., 2004; Walsh et al., 2005). Enfin, les précipitations sont souvent augmentées en ville en raison de la présence de plus fortes concentrations en particules d'aérosols atmosphériques qui interviennent dans la condensation (Botkin & Beveridge, 1997).

Finalement, de nombreux facteurs spécifiques de l'environnement urbain affectent de façon directe ou indirecte les caractéristiques chimiques, physiques et biologiques des sols (Jim, 1998; Doichinova et al., 2006; Pickett et al., 2011). Par exemple, le recouvrement du sol par des surfaces imperméables, l'incorporation dans le sol de matériaux et de déchets anthropiques ou

encore l'usage de pratiques telles que la fertilisation et l'irrigation, ont des effets directs sur les propriétés des sols en milieu urbain. De même, de façon indirecte, l'îlot de chaleur urbain, l'introduction d'espèces animales et végétales exotiques, et la déposition atmosphérique de polluants (azote, composés chimiques organiques) vont fortement influencer sur la composition des sols en ville (Jim, 1998; Schleuß et al., 1998; Mielke et al., 1999; Lovett et al., 2000; Wong et al., 2004; Pouyat et al., 2008; Pickett et al., 2011).

2.3. Des pollutions accrues

Le milieu urbain est surtout caractérisé par une activité humaine extrême et incessante. La forte densité humaine et les activités anthropiques associées y sont à l'origine de pollutions diverses et variées. Tout d'abord, l'urbanisation est une des causes majeures de pollution chimique aussi bien au niveau local que mondial (Grimm et al., 2008b). En effet, les activités humaines libèrent tous les jours de grandes variétés de polluants chimiques dans l'environnement (Pacyna & Pacyna, 2001; Azimi et al., 2005b; Van der Gon et al., 2007), entraînant une pollution accrue de l'air, des sols, et des eaux dans les environnements urbains. Par exemple, les activités industrielles et les transports sont à l'origine d'importantes émissions de dioxyde de carbone (CO₂), d'autres composés gazeux (par ex., ozone (O₃), dioxyde d'azote (NO₂) et dioxyde de soufre (SO₂)), et d'acides organiques (Molina & Molina, 2004; Pataki et al., 2007; Grimm et al., 2008a). Les métaux lourds (dont l'arsenic (As), le cadmium (Cd), le mercure (Hg) et le plomb (Pb) qui sont particulièrement toxiques) représentent également une source de pollution majeure et persistante dans le milieu urbain (Azimi et al., 2005b; Scheifler et al., 2006; Roux & Marra, 2007; Wei & Yang, 2010). Bien que ces métaux lourds soient naturellement présents dans l'environnement (Nriagu, 1989), leurs émissions sont fortement augmentées du fait des activités anthropiques (notamment, l'exploitation minière, la combustion de carburants fossiles, et les déchets d'activités industrielles ; Nriagu, 1990; Azimi et al., 2005; Wong et al., 2006; Eckley et al., 2008; Selin, 2009). Tous ces contaminants sont d'abord émis dans l'atmosphère puis se déposent et s'accumulent dans les sols et les eaux (**Encadré B**). Ainsi, de très nombreuses études ont montré que les concentrations en métaux lourds dans les sols des zones urbaines sont beaucoup plus élevées que dans ceux des zones rurales alentours (par ex., Scheifler et al., 2006; Wong et al., 2006; Roux & Marra, 2007; Fritsch et al., 2012).

Encadré B : Les métaux lourds dans l'environnement urbain : source, déposition et dispersion. *D'après Wong et al. (2006)*

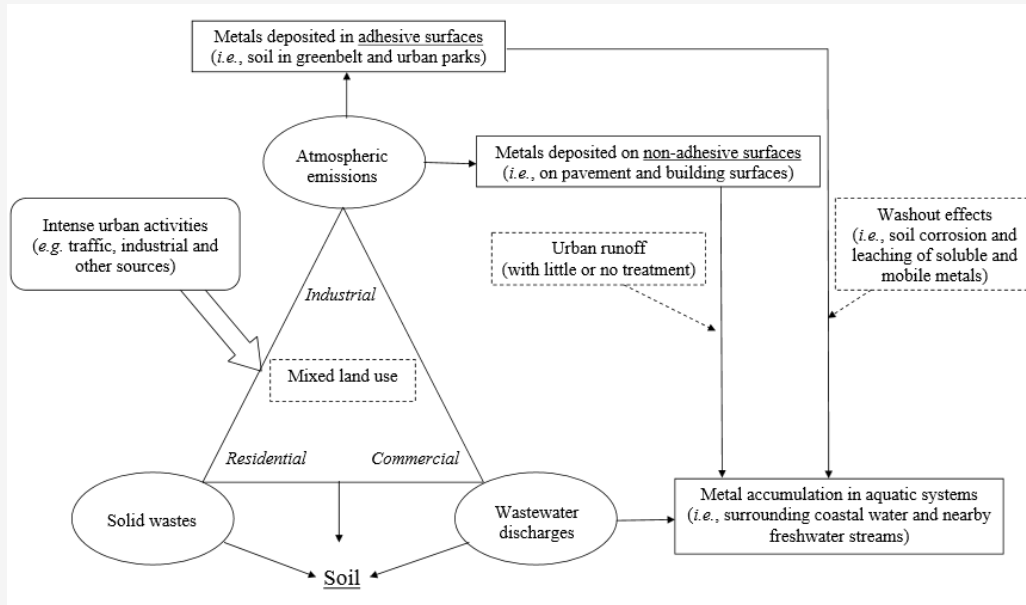


Figure D : Processus et transports des métaux lourds dans le milieu urbain. (Source : Wong et al. 2006)

Dans l'environnement urbain, les métaux lourds peuvent être émis par un grand nombre d'activités anthropiques. Ces sources incluent les activités liées au trafic routier (combustion de carburant, usures des véhicules, fuites d'huiles de moteur contenant des métaux), les activités liées aux industries, le traitement des déchets (incinération et enfouissement), et la corrosion des matériaux de construction et des bâtiments (Wong et al., 2006).

Quelle que soit leur source, les métaux lourds sont principalement libérés sous forme d'émissions atmosphériques. Ils sont ensuite redéposés (sur la terre ou dans l'eau) à plus ou moins longue distance de leur source d'émission. Dans l'environnement urbain, leur dispersion et distribution dépend ensuite fortement des propriétés des substrats sur lesquels ils se sont déposés (Wong et al. 2006). Ceux déposés sur des sols peuvent y rester stockés. Les autres (certainement la majorité compte tenu des caractéristiques du milieu urbain) vont rester relativement mobiles et vont avoir tendance à se disperser. En effets les métaux qui se déposent sur des surfaces "non-adhésives" (peu adsorbantes), telles que les surfaces pavées, le béton, les tuiles ou les surfaces vitrées, peuvent être rapidement remis en suspension par le vent ou facilement emportés par le ruissellement urbain, et être transportés vers les compartiments aquatiques environnants (Wong et al., 2006).

L'urbanisation croissante est également à l'origine d'une altération de plus en plus forte de l'environnement sonore (Warren et al., 2006; Slabbekoorn & Ripmeester, 2008; Barber et al., 2010). En effets, ces dernières années, les niveaux de bruit ambiant ont très fortement augmenté. Cette pollution sonore accrue est la conséquence de nombreuses activités humaines (Warren et al., 2006; Slabbekoorn & Ripmeester, 2008; Gil & Brumm, 2014), la principale source de bruit étant très certainement le trafic routier et autres réseaux de transports (ferroviaires et aériens). Aujourd'hui, le bruit d'origine anthropique est quasiment devenu omniprésent, en particulier dans les centres urbains. À titre d'exemple, la **Figure E** présente une cartographie des nuisances sonores moyennes du trafic routier dans la ville de Paris en 2015. Le milieu urbain se caractérise donc par un environnement acoustique original et complexe marqué par une forte hausse des niveaux sonores particulièrement concentrée dans les basses fréquences (Warren et al., 2006; Can et al., 2010; Slabbekoorn, 2013).



Figure E : Cartographie du bruit routier de Paris sur une période de 24 heures en 2015.

La carte utilise l'indicateur de bruit Lden (« Level day, evening, night ») qui est représentatif du niveau sonore moyen sur 24 heures. (Source : Mairie de Paris/DEVE/AEU)

Enfin, nous citerons la pollution lumineuse qui est également une perturbation caractéristique de l'environnement urbain (Cinzano et al., 2001; Small & Elvidge, 2011; Spoelstra & Visser, 2014). En effet, l'urbanisation s'est accompagnée d'une forte expansion de l'illumination nocturne au niveau mondial (Cinzano et al., 2001; Small & Elvidge, 2011), comme peut en témoigner l'image de la Terre vue de nuit (**Figure F**). La lumière artificielle est présente dans toutes les zones avec des activités humaines et est fortement corrélée à la densité de population et au degré d'urbanisation (Small & Elvidge, 2011). On parle de pollution lumineuse pour signaler le fait que cette augmentation importante des sources de lumière artificielle perturbe les écosystèmes (Longcore & Rich, 2004), notamment par une altération de la photopériode.

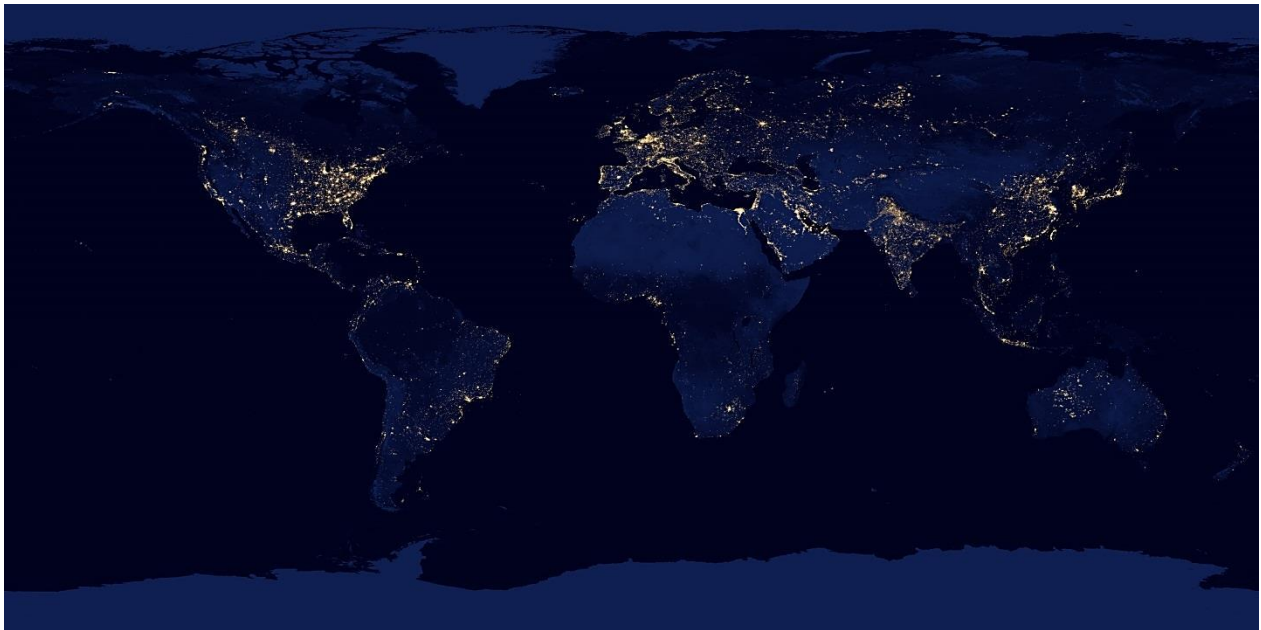


Figure F : Images satellites de la Terre vue de nuit en 2012. Témoignage de l'importance de la pollution lumineuse (Source: NASA Earth Observatory).

2.4. Des modifications des ressources

Pour finir, les milieux urbains diffèrent fortement des milieux naturels et ruraux en matière de ressources alimentaires et d'habitats (Shochat, 2004; Chace & Walsh, 2006). En effet, du fait de la faible présence de zones végétalisées, de façon générale, la disponibilité des ressources alimentaires « naturelles » peut-être fortement réduite en milieu urbain. Cependant, de façon directe ou indirecte, la présence humaine et les activités anthropiques sont à l'origine d'une

grande disponibilité de « nouvelles » sources de nourritures (nourrissage intentionnel, nombreux déchets organiques, introduction d'un vaste nombre d'espèces végétales exotiques ; Adams, 1994; Contesse et al., 2004; Chace & Walsh, 2006; Davies et al., 2009). En comparaison de la nature assez saisonnière des ressources alimentaires naturelles, les ressources d'origine anthropique sont généralement disponibles tout au long de l'année. Le milieu urbain se différencie donc fortement des habitats naturels dans le type, la disponibilité et le caractère prévisible des ressources alimentaires (Shochat, 2004; Shochat et al., 2006). De plus, l'importante modification de l'occupation du sol au profit de la mise en place d'infrastructures anthropiques altère fortement la disponibilité et la morphologie des habitats utilisés par les espèces animales (zones de refuges, sites de nidification notamment).

3. IMPACT DE L'URBANISATION SUR LA BIODIVERSITÉ

3.1. Les défis de la vie urbaine

Bien que le développement des villes ait permis un essor économique et social important, l'urbanisation est à l'origine d'une intense transformation des habitats et génère donc de nouvelles contraintes auxquelles les espèces sont confrontées. (McKinney, 2002; Chace & Walsh, 2006). En effet, les conditions environnementales particulières et l'occupation intensive des milieux urbains par l'homme peuvent affecter, directement ou indirectement, la capacité de la faune sauvage à se reproduire et à survivre dans le milieu urbain (McKinney, 2002; Longcore & Rich, 2004; Chace & Walsh, 2006; Barber et al., 2010; Luck & Smallbone, 2010; Kight & Swaddle, 2011; Fonken & Nelson, 2014), et donc au final, affecter le maintien des populations dans les villes.

En effet, les importantes modifications du paysage (destruction des espaces naturels et fragmentation, augmentation de la densité de routes, bâtiments et autres surfaces imperméables) ont d'importantes conséquences pour la faune sauvage (Marzluff & Ewing, 2001; McKinney, 2002; Er et al., 2005; Chace & Walsh, 2006; Evans et al., 2009b), principalement du fait qu'elles peuvent entraîner une diminution des ressources alimentaires « naturelles » et d'habitats nécessaires à la survie et la reproduction des espèces (abris, sites de reproduction). La fragmentation, notamment, est à l'origine d'une réduction de la taille et de la connectivité entre

les parcelles de surfaces végétalisées (Saunders et al., 1991; Fahrig, 2003). Ces facteurs vont de façon générale influencer sur la richesse spécifique et la persistance des espèces au sein des patches de végétation du milieu urbain (pour des exemples, voir Dickman, 1987; Cornelis & Hermu, 2004; Fernández-Juricic, 2004; Husté et al., 2006; Chamberlain et al., 2007; Murgui, 2007). En effet, d'une part, les parcelles de petites tailles n'abritent qu'un faible nombre d'espèces et d'individus, d'autre part, la réduction de la connectivité entre les habitats peut faire obstacle à la dispersion, conduisant à un isolement des populations, à la réduction des flux génétiques, et en définitive, à une diminution de la viabilité à long terme des populations (Saunders et al., 1991; Marzluff & Ewing, 2001; Fahrig, 2003; Er et al., 2005; Evans et al., 2009b). Enfin, la fragmentation des habitats par les réseaux de transports est également à l'origine de forts taux de mortalité, conséquence directe des collisions de la faune avec des véhicules (Coffin, 2007).

Dans un monde où l'urbanisation ne cesse d'augmenter, les pollutions diversifiées et accrues sont certainement parmi les contraintes les plus importantes auxquelles les animaux sont confrontés, et ont donc reçu une attention considérable au cours des dernières décennies (Rich & Longcore, 2006; Scheifler et al., 2006; Roux & Marra, 2007; Barber et al., 2010; Brumm, 2013). En effet, en ville les organismes sont exposés à de nombreux polluants chimiques et doivent également faire face à un environnement sonore et lumineux fortement altéré. Ces pollutions peuvent affecter les organismes de très nombreuses manières. Ainsi il a été montré une vaste gamme d'impacts négatifs, directs ou indirects, de ces pollutions sur la physiologie, la morphologie, le comportement ou encore les performances et la survie des individus, chez un grand nombre de taxons (bruit d'origine anthropique : Barber et al., 2010; Kight & Swaddle, 2011; Brumm, 2013; McGregor et al., 2013, lumière artificielle : Longcore & Rich, 2004; Rich & Longcore, 2006; Navara & Nelson, 2007; Fonken & Nelson, 2014, polluants chimiques : Wolfe et al., 1998; Walker, 2003; Nam & Lee, 2006; Isaksson, 2010; Walker et al., 2012; Rice et al., 2014). Dans ce domaine, les oiseaux ont particulièrement été étudiés (comme peuvent le montrer les nombreux livres et revues de la littérature sur le sujet : Giesy et al., 2003; Walker, 2003; Slabbekoorn & Ripmeester, 2008; Brumm & Zollinger, 2013; Dooling & Blumenrath, 2013; Gil & Brumm, 2014; Halfwerk & Slabbekoorn, 2014; Spoelstra & Visser, 2014), et témoignent bien de la complexité des challenges que représentent les pollutions sonores, chimiques et lumineuses pour les vertébrés (voir le **Tableau A** qui présente un aperçu des différents effets que peuvent avoir ces pollutions sur les oiseaux à titre d'exemple).

Tableau A : Exemples des effets des pollutions sonores, lumineuses et chimiques sur les oiseaux.

Caractéristiques de la pollution	Effets	Références
Pollution sonore		
Le bruit masque les signaux acoustiques	Cas des signaux impliqués dans la communication :	
	Étant donné l'importance de la communication acoustique chez les oiseaux, une perturbation de la communication dans les zones bruyantes peut avoir d'importantes conséquences. Notamment, il a été montré des impacts négatifs de la pollution sonore sur la défense d'un territoire, le succès d'appariement et les performances de reproduction (par ex., taille de ponte, succès d'envol, altération des soins parentaux).	Mockford & Marshall, 2009 Habib et al., 2007 Swaddle & Page, 2007 Gross et al., 2010 Halfwerk et al., 2011 Leonard & Horn, 2012 Schroeder et al., 2012
	Cas d'autres signaux acoustiques :	
	Les oiseaux utilisent également d'autres sons non liés à la communication, tels que des bruits liés aux mouvements (localisation de proies, détection de prédateurs). La détérioration de la détection de ces signaux acoustiques du fait d'un environnement bruyant peut donc avoir des conséquences néfastes sur le succès de recherche alimentaire et le risque de prédation. Cependant, à l'heure actuelle ces effets ont été beaucoup moins considérés.	Montgomerie & Weatherhead, 1997 Barber et al., 2010 Blumstein, 2014
	Impact sur la distribution des espèces :	
	Un grand nombre d'études ont montré que la pollution sonore peut avoir des conséquences sur la dynamique des populations d'oiseaux. Elle est notamment à l'origine d'une diminution de la richesse spécifique, des taux d'occupations et de l'abondance des individus dans les zones plus bruyantes, mais également de modifications de la structure des populations (ex : par l'âge).	Habib et al., 2007 Bayne et al., 2008 Francis et al., 2009 Goodwin & Shriver, 2011 Blickley et al., 2012a Patón et al., 2012
	Modifications comportementales :	
	De grandes variétés de réponses comportementales face au bruit d'origine anthropique ont été documentées.	Brumm & Todt, 2002 Slabbekoorn & Peet, 2003 Brumm, 2004
	D'une part, de nombreuses espèces altèrent les caractéristiques de leurs chants, certainement afin d'essayer de maintenir l'efficacité des communications dans les endroits bruyants. Les modifications incluent une augmentation de l'amplitude (effet Lombard), et/ou de la fréquence minimale des chants, ou encore des décalages dans le temps des comportements de chants (en nocturne notamment).	Leonard & Horn, 2005 Wood & Yezerina, 2006 Fuller et al., 2007 Verzijden et al., 2010 Schuster et al., 2012
	D'autre part, des modifications des comportements anti-prédateurs ont été également rapportés (augmentation de la vigilance et des comportements sociaux notamment).	Goodwin & Podos, 2013 McLaughlin & Kunc, 2013 Quinn et al., 2006 Owens et al., 2012

Tableau A (Suite)

Caractéristiques de la pollution	Effets	Références
Pollution sonore (suite)		
Impact direct du bruit	<p>Physiologie et développement</p> <p>Le bruit pourrait également affecter la physiologie et le développement des oiseaux, mais à l'heure actuelle, ces effets restent principalement à l'état d'hypothèses. En effet, très peu d'études se sont intéressées à ces questions chez les oiseaux sauvages. Notamment, il n'y a pour l'instant que quelques preuves que le bruit pourrait affecter la physiologie du stress chez les oiseaux en condition naturelle.</p> <p>Dommages physiques</p> <p>Enfin, des niveaux de bruit particulièrement élevés peuvent causer des dommages physiques directs de l'appareil auditif.</p>	<p>Campo et al., 2005 Kight & Swaddle, 2011 Blickley et al., 2012b Crino et al., 2013</p> <p>Dooling & Popper, 2007 Kight & Swaddle, 2011</p>
Pollution Lumineuse		
Effet « attractif » de la lumière (désorientation)	La présence de lumière artificielle la nuit peut fortement perturber l'orientation des oiseaux pendant les migrations. Cette désorientation peut même conduire à la mort par épuisement ou par collision directe avec les structures illuminées.	Jones & Francis, 2003 Poot et al., 2008
Modification de la photopériode	<p>La pollution lumineuse peut être à l'origine d'une prolongation de certaines activités pendant la nuit chez des oiseaux diurnes, tels que des comportements de recherche alimentaire nocturnes.</p> <p>De même, des modifications (avancement) dans le timing des activités quotidiennes ont souvent été observées, notamment pour les activités de chants. Les répercussions de ces modifications comportementales sont encore peu connues (exemples de conséquences négatives potentielles : coût énergétique, attraction des prédateurs).</p> <p>Enfin, la pollution lumineuse peut être à l'origine de modifications dans la phénologie (avancement de la reproduction), et donc avoir de possibles conséquences sur le succès reproducteur. Cependant, alors que cet effet a clairement été observé sur des oiseaux en captivité, il n'y a encore à l'heure actuelle que peu de preuves en conditions naturelles.</p>	<p>Derrickson, 1988 Negro & Bustamante, 2000 Lebbin et al., 2007</p> <p>Bergen & Abs, 1997 Miller, 2006 Kempenaers et al., 2010 Dominoni et al., 2014</p> <p>Lambrechts et al., 1997 Navara & Nelson, 2007 Kempenaers et al., 2010 Dominoni et al., 2013 Spoelstra & Visser, 2014</p>

Tableau A (Suite)

Caractéristiques de la pollution	Effets	Références
Pollution chimique		
Impacts directs des polluants chimiques	<p>L'« effet toxique »</p> <p>Les oiseaux peuvent être contaminés par les polluants chimiques via l'air, l'eau et la nourriture. De façon générale, ces polluants peuvent avoir une très large gamme d'effets néfastes sur les oiseaux : <i>génotoxicité, embryotoxicité, immunotoxicité, neurotoxicité, perturbation endocrinienne</i>.</p> <p>De ce fait, les polluants vont avoir des effets directs sur la physiologie, la morphologie et le comportement des oiseaux. À titre d'exemples, l'accumulation importante de métaux lourds chez les oiseaux peut être associée à une immunosuppression, la prévalence de certaines maladies infectieuses, des comportements anormaux, des malformations physiques, un stress nutritionnel, ou encore une perturbation du système endocrinien.</p> <p>En définitive, les polluants chimiques peuvent donc avoir d'importantes conséquences sur le développement, la reproduction et la survie des oiseaux.</p> <p>Le cas de la perturbation endocrinienne :</p> <p>Certains de ces composés chimiques sont connus pour être des <i>perturbateurs endocriniens</i>, c'est-à-dire qu'ils sont capables d'interférer avec le fonctionnement du système hormonal. Il s'agit de composés chimiques qui (1) du fait de leur structure moléculaire vont pouvoir se fixer aux récepteurs des hormones et en conséquence imiter ou bloquer l'action du ligand naturel, ou (2) vont indirectement affecter les concentrations de l'hormone en agissant sur sa synthèse, son transport ou son métabolisme. De façon importante, ces molécules peuvent agir à de très faibles doses. L'action des perturbateurs endocriniens a principalement été étudiée en laboratoire, et en moindre mesure dans les milieux naturels.</p>	<p>Colborn et al., 1993 Wolfe et al., 1998 Giesy et al., 2003 Walker, 2003 Scheuhammer et al., 2007</p> <p>Ratcliffe, 1970 Hoffman & Heinz, 1998 Eeva et al., 2000, 2003 Janssens, et al., 2003a Janssens, et al., 2003b Snoeijs et al., 2004 Heath et al., 2005 Baos et al., 2006 Scheuhammer et al., 2007 Brasso & Cristol, 2008 Evers et al., 2008 Franceschini et al., 2009 Hawley et al., 2009 Wada et al., 2009 Frederick & Jayasena, 2010 Geens et al., 2010 Hallinger et al., 2011 Markman et al., 2011 Bichet et al., 2013 Gasparini et al., 2014</p>
Impacts indirects des polluants chimiques	<p>Impacts sur l'habitat et les interactions biologiques</p> <p>Les polluants chimiques vont également pouvoir agir de façon indirecte sur les oiseaux, notamment par la modification des caractéristiques abiotiques de l'habitat ou par des impacts directs sur d'autres organismes (proies, compétiteurs, prédateurs).</p> <p>Par exemple, les polluants peuvent être à l'origine d'une diminution de l'abondance des certains insectes et donc indirectement impacter les oiseaux qui dépendent de cette ressource alimentaire.</p>	<p>McIntyre, 2000 Eeva et al., 2003 Eeva et al., 2005</p>

De manière générale, on s'aperçoit que les pollutions sonores et lumineuses vont principalement impacter les oiseaux à travers (1) la modification de l'environnement sonore, où des niveaux élevés de bruit peuvent masquer de nombreux signaux acoustiques, et (2) l'altération du régime lumineux naturel, où les modifications de la photopériode peuvent impacter le rythme des activités (**Tableau A**). En revanche, à l'heure actuelle, on en sait encore très peu sur les possibles effets de ces pollutions sur le développement et la physiologie des oiseaux urbains. A l'inverse, l'étude des pollutions chimiques montre un grand nombre d'impacts néfastes directs des contaminants sur les oiseaux, notamment du fait des nombreux effets toxicologiques de ces éléments (génotoxicité, embryotoxicité, immunotoxicité, neurotoxicité, perturbation endocrinienne). Les polluants chimiques peuvent donc directement menacer le développement, la reproduction et la survie des oiseaux (**Tableau A**). Cependant, la grande majorité des études se sont concentrées sur les milieux aquatiques ou sur des sites fortement pollués, et l'évaluation de ces impacts a pour l'instant été négligée dans un contexte d'urbanisation.

Les exemples abordés ici ne constituent évidemment pas une liste exhaustive des challenges de la vie urbaine, mais permettent d'illustrer le grand nombre de contraintes auxquelles doivent faire face les vertébrés sauvages en milieu urbain. L'urbanisation est donc susceptible d'avoir des impacts importants sur la biodiversité et l'évaluation de ces impacts est rapidement devenue un enjeu important de la recherche en écologie.

3.2. Impact de l'urbanisation à l'échelle des communautés

Les premières études qui se sont intéressées à l'impact de l'urbanisation sur la biodiversité se sont concentrées sur la description des changements observés à l'échelle des communautés le long de gradients d'urbanisations (Davis, 1978; Bezzel, 1985; Blair, 1996; Blair & Launer, 1997; Clergeau et al., 1998; Denys & Schmidt, 1998; Rottenborn, 1999). Ces études, aujourd'hui très nombreuses, ont permis de mettre en évidence certaines tendances générales, qui sont (1) une diminution de la richesse spécifique, (2) mais une augmentation de la biomasse (abondance totale) depuis les zones rurales vers les villes (Marzluff, 2001; McKinney, 2002, 2008; Clergeau et al., 2006b ; **Figure G**). En effet, les études ont majoritairement montré que le nombre d'espèces est plus faibles dans les zones urbaines en comparaison des zones rurales ou naturelles alentours, et ce pour quasiment tous les taxons animaux étudiés (insectes : Davis, 1978; Denys & Schmidt, 1998; McIntyre, 2000, oiseaux : Clergeau et al., 1998, 2006a; Marzluff, 2001;

Sandström et al., 2006, reptiles et amphibiens : Germaine & Wakeling, 2001; Parris, 2006, et mammifères : Mackin-Rogalska et al., 1988; Mahan & O'Connell, 2005). Cette tendance n'est pas forcément monotone : par exemple, la richesse spécifique peut parfois être maximale dans les zones avec des degrés d'urbanisation intermédiaires, telles que les banlieues et zones suburbaines, et ne chuter qu'à des degrés d'urbanisation élevés (Blair, 1996, 2004; Blair & Launer, 1997; Tratalos et al., 2007). Une explication souvent proposée pour cette tendance est une augmentation de l'hétérogénéité des habitats (nombreux jardins privés, parcs et rues bordées d'arbres) et une plus forte disponibilité des ressources alimentaires dans les zones avec des niveaux modérés d'urbanisation (Blair, 1996, 2004; McKinney, 2002). En ce qui concerne l'abondance plus élevée observée en milieux urbains (**Figure G**), elle s'explique principalement par la forte augmentation de la densité d'un petit nombre d'espèces dans les villes (exemples chez les oiseaux : le moineau domestique (*Passer domesticus*), le pigeon biset (*Columba livia*), et l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) ; Clergeau et al., 1998; Blair, 2004; Chace & Walsh, 2006). En d'autres termes, le milieu urbain peut être caractérisé par la présence d'un petit nombre d'espèces très abondantes.

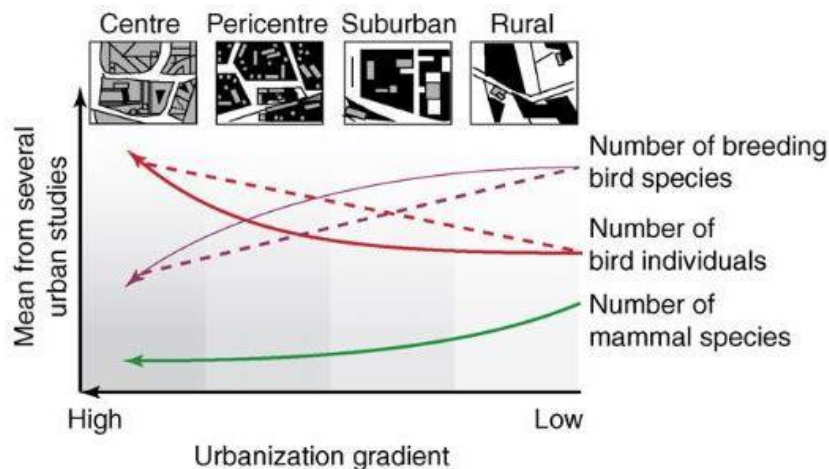


Figure G : Diversité spécifique en oiseaux et en mammifères le long d'un gradient d'urbanisation.

En considérant les différents paysages rencontrés le long du gradient (les espaces végétalisés sont représentés en noir), la richesse spécifique aviaire (nombre d'espèces) diminue et l'abondance (nombre d'individus) augmente avec l'augmentation du degré d'urbanisation. Ces changements peuvent se faire soit progressivement (lignes pointillées), soit plus brusquement (lignes pleines) en fonction de la densité des espaces verts. Pour ce qui est des mammifères, la richesse spécifique diminue avec l'augmentation de l'urbanisation. (Source : Clergeau et al., 2006b).

Enfin, parallèlement à la diminution de la diversité spécifique, la composition des communautés est également fortement modifiée dans les milieux urbains. En effet, de façon générale, l'urbanisation remplace des espèces natives (qui diminuent ou disparaissent) par des espèces communes non-natives (Blair, 1996, 2001; McIntyre, 2000; Marzluff, 2001; McKinney, 2002, 2008). Tous ces changements à l'échelle des communautés soulignent la diversité des réponses des espèces à l'altération des habitats par les activités anthropiques. En effet, les conditions environnementales modifiées des écosystèmes urbains vont avoir une profonde influence sur quelles espèces peuvent ou non coloniser, persister et prospérer dans les villes (Chace & Walsh, 2006; Clergeau et al., 2006a; McKinney, 2006, 2008). Ainsi, certaines espèces sont négativement affectées et déclinent ou disparaissent, tandis que d'autres profitent des nouvelles opportunités que peuvent offrir les milieux urbains (nouvelles ressources alimentaires, conditions climatiques plus douces, pression de prédation réduite; Marzluff, 2001; McKinney, 2006, 2008; Møller, 2010) et finissent par atteindre de fortes densités. L'urbanisation agit donc comme un « filtre », conduisant à de nouveaux assemblages dont la richesse spécifique est faible et généralement dominée par un petit nombre d'espèces communes. Ces assemblages urbains n'ont en général aucun autre analogue dans les écosystèmes naturels, mais sont très similaires entre toutes les villes. Ce phénomène est connu sous le nom d'homogénéisation biotique (Clergeau et al., 1998, 2006a; Blair, 2001; McKinney, 2006, 2008).

Bien qu'il y ait de nombreuses façons de catégoriser² les espèces pour expliquer les modifications observées dans la composition des communautés le long du gradient d'urbanisation, elles sont très souvent classées en trois catégories reflétant leur réponse face à l'urbanisation : évitement, adaptation et exploitation (Blair, 1996, 2001; Germaine & Wakeling, 2001; McKinney, 2002; Marzluff & Rodewald, 2008). En gardant les termes anglo-saxons de Blair (1996), ces catégories sont « urban avoiders », « suburban adaptable » (ou « urban adapters ») et « urban exploiters » : quand un milieu s'urbanise, certaines espèces sont extrêmement sensibles et disparaissent rapidement (« urban avoiders »), à l'inverse, certaines espèces profitent des conditions du nouveau milieu et prospèrent (« urban exploiters »), et enfin, certaines espèces arrivent à s'adapter et à se maintenir tout en continuant à utiliser préférentiellement les ressources naturelles (« suburban adaptable », voir **Encadré C et Figure H** ; Blair, 1996; McKinney, 2002).

² Notamment, de nombreuses études ne classent les espèces qu'en deux groupes (espèces urbanisées ou non, tolérantes ou non) : voir par exemple (Bonier et al., 2007b; Croci et al., 2008; Møller, 2009, 2014).

Encadré C : La réponse des espèces face à l'urbanisation : Caractéristiques des « urban avoiders », « suburban adaptable » et « urban exploiters »

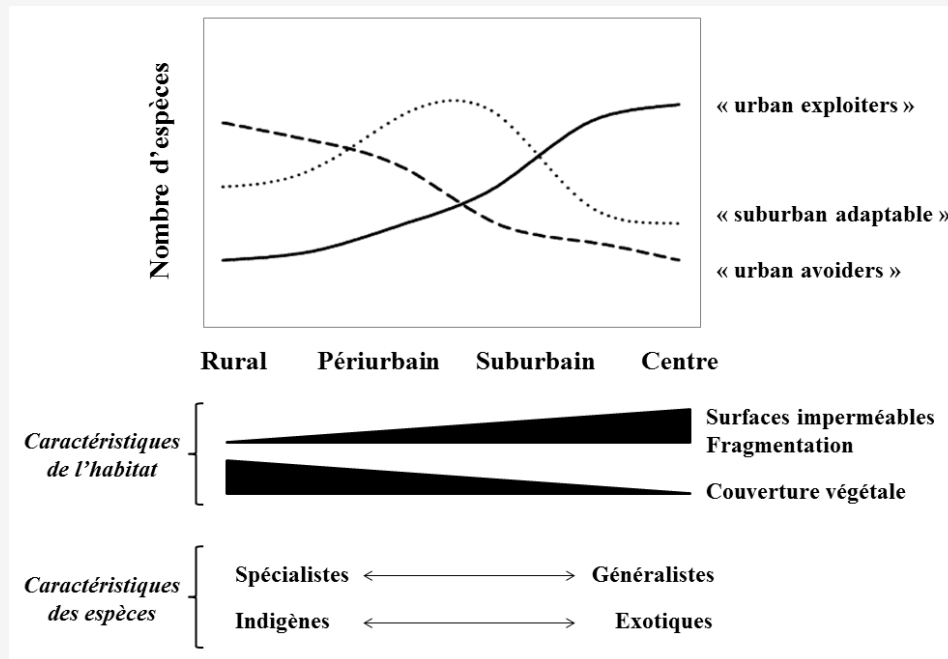


Figure H : Réponse des espèces (colonisations et extinctions) le long d'un gradient d'urbanisation en fonction de leur capacité d'adaptation aux contraintes de l'environnement urbain.

- **Les « urban avoiders »** sont très sensibles à la présence humaine et aux fortes modifications des habitats. Ces espèces sont les plus affectées par l'urbanisation et ont tendance à rapidement disparaître. En général, ce sont des espèces natives, que l'on peut observer dans les habitats relativement peu dérangés en dehors des villes. Elles sont généralement spécialistes en matière de régime alimentaire (insectivores principalement) et de préférence dans les sites de nidification (nichant à même le sol).
- **Les « suburban adaptable »** peuvent utiliser à la fois les milieux ruraux et les milieux urbains. Ces espèces se nourrissent majoritairement de ressources naturelles, mais peuvent occasionnellement consommer des ressources d'origine anthropique. En général, leur richesse spécifique est maximale à des niveaux intermédiaires de dérangement (zones périurbaines et suburbaines), où elles peuvent profiter des nouvelles opportunités alimentaires et d'un risque de prédation plus faible. Les urban adapters incluent à la fois des espèces natives et des espèces exotiques.
- **Les « urban exploiters »** peuvent occuper des habitats très urbanisés, où les conditions environnementales sont les plus altérées. Contrairement aux autres catégories, leur abondance ne dépend généralement pas de la présence d'habitat végétalisés. Ces espèces ne font pas seulement qu'exploiter le milieu urbain, mais en deviennent parfois même dépendantes. Ce sont des espèces généralistes, en majorité exotiques. Leurs populations peuvent atteindre des densités très importantes dans les centres urbains (par ex : moineau domestique, pigeon biset, étourneau sansonnet).

Sources : Blair 1996, 2001 ; McKinney 2002 ; Marzluff & Rodewald, 2008

Les espèces apparaissent donc plus ou moins tolérantes aux contraintes du milieu urbain. En effet, afin de pouvoir coloniser, persister et prospérer dans les environnements urbains, les espèces doivent être capables de vivre, de se nourrir, et de se reproduire dans un milieu particulièrement altéré. Certaines caractéristiques biologiques et écologiques des espèces peuvent donc jouer un rôle important dans leur adaptation ou leur exclusion des environnements urbains. En se focalisant sur les oiseaux, de nombreuses études se sont intéressées à l'identification des caractéristiques propres aux espèces qui sont parvenues à coloniser ou à s'adapter aux milieux urbains (Bonier et al., 2007b; Kark et al., 2007; Croci et al., 2008; Møller, 2008, 2009, 2010b, 2014; Evans et al., 2011). Ces études montrent en général que l'urbanisation va avoir tendance à favoriser des espèces généralistes (plus grande tolérance environnementale) et que les oiseaux urbains partagent un certain nombre de traits biologiques et écologiques qui peuvent expliquer en partie leur succès dans les habitats urbanisés (Bonier et al., 2007b; Kark et al., 2007; Croci et al., 2008; Møller, 2009; Evans et al., 2011). Par exemple, ce sont plutôt des espèces sédentaires, avec des régimes alimentaires omnivores ou granivores, et nichant de préférence dans des cavités ou en hauteur. Dans une étude sur les oiseaux du Paléarctique occidental, Møller (2009) a notamment montré qu'en comparaison d'espèces proches non-urbaines, les espèces urbanisées sont généralement caractérisées par une large aire de répartition et de grandes tailles de populations, une forte capacité de dispersion, un taux d'innovation et de prise de risque élevés, ou encore une fécondité annuelle et un taux de survie adulte élevés.

3.3. ... et à l'échelle des populations et des individus ?

Les différents travaux sur l'impact de l'urbanisation à l'échelle des communautés ont donc permis de souligner la capacité d'adaptation de certaines espèces aux contraintes de l'environnement urbain. Les vertébrés qui vivent et se reproduisent dans les villes sont exposés à des conditions environnementales et donc à des pressions de sélection extrêmement différentes de celles rencontrées dans les habitats naturels. La vie urbaine doit donc certainement nécessiter un certain nombre d'ajustements phénotypiques (Yeh & Price, 2004; Lowry et al., 2013; Partecke, 2014). Par exemple, de nombreuses études ont montré que les individus urbains sont souvent plus téméraires que leur conspécifiques des zones rurales (Møller, 2008; Evans et al., 2010; Atwell et al., 2012). De même, de nombreux oiseaux sont capables de modifier leurs chants ou le rythme de leurs activités en réponse à l'altération des régimes sonores et lumineux dans les villes

(Slabbekoorn & Peet, 2003; Brumm, 2004; Fuller et al., 2007; Kempenaers et al., 2010; McLaughlin & Kunc, 2013). Au final, si l'on s'intéresse aux variations intra-spécifiques, on s'aperçoit que les réponses des animaux face à l'urbanisation sont nombreuses et incluent des changements de la physiologie (Partecke et al., 2006; Bonier et al., 2007a; French et al., 2008; Fokidis et al., 2009; Møller et al., 2010; Bonier, 2012), de la morphologie (Richner, 1989; Rasner et al., 2004; Yeh, 2004; Liker et al., 2008; Evans et al., 2009a), du comportement (Slabbekoorn & Peet, 2003; Brumm, 2004; Møller, 2008; McCleery, 2009; Kempenaers et al., 2010) ou encore de la phénologie (Partecke et al., 2004; Chamberlain et al., 2009; Dominoni et al., 2013). Cependant, les effets de l'urbanisation sur ces différents ajustements phénotypiques sont très souvent incohérents entre les espèces ou même entre les populations d'une même espèce. Par exemple, en comparaison d'individus ruraux, une diminution de la réponse physiologique au stress chez des merles noirs (*Turdus merula*) urbains maintenus en captivité, a été interprétée comme le résultat d'une adaptation aux nombreuses conditions environnementales potentiellement stressantes des environnements urbains (Partecke et al., 2006). Ces résultats ont également été observés dans des populations sauvages de junco ardoisé (*Junco hyemalis*; Atwell et al., 2012), mais d'autres études (incluant 6 espèces différentes) ont, elles, rapporté des résultats contradictoires (Bonier, 2012). De même, dans une étude sur les effets de l'urbanisation sur la morphologie des merles noirs le long d'un gradient latitudinal, Evans *et al.* (2009) a montré que les différences morphologiques observées entre les populations urbaines et rurales variaient d'un endroit à l'autre. Du fait de ces nombreuses contradictions aux niveaux inter- et intra-spécifiques, à l'heure actuelle, nos connaissances sur les mécanismes sous-jacents des effets de l'urbanisation sur les animaux sauvages sont encore très limitées. De plus, les conséquences (en termes de coûts et de bénéfices) de l'adaptation à la vie urbaine sont encore très mal comprises. D'une part, la vie urbaine peut représenter un certain nombre d'avantages (abondance et caractère plus prévisible des ressources d'origine anthropique, conditions climatiques plus douces, et pression de prédation souvent réduite (Marzluff, 2001; Clergeau et al., 2006a; McKinney, 2006, 2008), et ainsi permettre à de nombreux individus urbains de persister plus facilement que dans les zones naturelles alentours. Ces conditions particulières des écosystèmes urbains servent souvent à expliquer les fortes densités de certaines populations de vertébrés dans les villes (Shochat, 2004; Shochat et al., 2006). Mais, d'autre part, les populations urbaines se retrouvent confrontées à un grand nombre de contraintes auxquelles elles vont devoir faire face. On peut donc se demander si les

populations urbaines tirent réellement des bénéfices des habitats urbains ou si au contraire ces derniers peuvent être considérés comme des « pièges écologiques » (Schlaepfer et al., 2002).

4. PROBLÉMATIQUES ET OBJECTIFS DE LA THÈSE

4.1. Une évaluation difficile de l'influence de l'environnement urbain sur les espèces

Bien que l'impact de l'urbanisation soit assez évident pour de nombreuses espèces puisqu'elles disparaissent totalement quand un habitat s'urbanise (impact négatif évident), son évaluation devient beaucoup plus difficile quand on s'intéresse aux espèces qui parviennent à s'y installer, notamment du fait que :

- **Les environnements urbains sont des écosystèmes complexes :** Les milieux urbains divergent des environnements naturels et des campagnes alentours dans un grand nombre de caractéristiques (structure des habitats, conditions abiotiques, ressources alimentaires, interactions biologiques, activités humaines et pollutions diversifiées), qui peuvent toutes potentiellement impacter (de façon positive ou négative) les organismes. Le long d'un gradient d'urbanisation, ces conditions environnementales modifiées ont de fortes chances de varier en fonction du degré d'urbanisation et des caractéristiques intrinsèques de chaque site (McKinney, 2002; Chace & Walsh, 2006). Ainsi, les contraintes environnementales et les pressions de sélection ne seront pas forcément les mêmes dans une mégalopole et dans une ville de taille moyenne, ou encore dans un centre urbain et dans une banlieue, et peuvent donc induire des réponses différentes au sein d'une même espèce. *Il apparaît donc nécessaire d'étudier plusieurs populations sur l'ensemble du gradient afin de pouvoir mieux comprendre l'impact global de l'urbanisation sur les vertébrés.*

- **Les populations des vertébrés ont des structures hétérogènes :** Les populations de vertébrés sont constituées d'individus qui diffèrent dans un grand nombre de caractéristiques (telles que l'âge, le sexe, la qualité), susceptibles d'affecter leur capacité d'adaptation face aux modifications de l'environnement (Bonier, 2012). Par exemple, la sensibilité des individus aux contraintes de la vie urbaine a de fortes chances de varier en fonction de leur stade de vie (développement, croissance, vie adulte) ou même de périodes clés de leur cycle annuel (période

de reproduction notamment). En fonction des caractéristiques individuelles, les réponses face aux perturbations d'origine anthropique peuvent donc potentiellement être différentes au sein d'une même population. *Il apparaît donc également indispensable de tenir compte de ces caractéristiques individuelles dans l'évaluation de l'impact de l'urbanisation sur les vertébrés.*

Enfin, la principale limitation vient surtout des **difficultés de l'évaluation de l'influence de l'urbanisation et de la réponse des organismes en elles-mêmes**. En effet, le simple fait qu'une espèce soit présente en milieu urbain ne veut pas forcément dire qu'elle s'y porte bien, mais indique surtout qu'elle est capable, dans une certaine mesure, de faire face aux contraintes de l'environnement urbain. L'urbanisation est à l'origine d'une intense modification des habitats qui va confronter les individus à des conditions potentiellement stressantes. Dans un monde en constantes modifications, les organismes répondent aux perturbations de leur environnement grâce au fonctionnement de mécanismes physiologiques, notamment ceux associés au stress (Wingfield, 2008; Buchanan & Partecke, 2012; Angelier & Wingfield, 2013; Partecke, 2014). En écologie, le stress correspond à l'ensemble des réponses physiologiques et comportementales d'un organisme soumis à des contraintes environnementales (voir **Encadré D** sur la réponse au stress chez les vertébrés; McEwen & Wingfield, 2003; Romero et al., 2009). Les mécanismes physiologiques de la réponse au stress visent à maintenir l'équilibre d'un organisme (appelé homéostasie), assurant que la survie et la reproduction soient maximisées malgré les perturbations environnementales. La réponse au stress est par nature un mécanisme flexible qui permet à un individu de s'adapter aux changements de son environnement. Cependant, cette capacité d'adaptation peut atteindre une limite si les contraintes environnementales deviennent trop importantes. L'individu ne peut alors plus faire face à ces contraintes et peut alors subir un « stress chronique » (voir **Encadré D** ; McEwen & Wingfield, 2003; Romero et al., 2009). Dans un contexte où l'urbanisation est de plus en plus importante, on peut donc se demander si les individus arrivent à surmonter l'intensification des modifications de leur habitat ou si au contraire ils finissent par ne plus pouvoir faire face. *Les contraintes physiologiques ont de fortes chances de jouer un rôle déterminant dans la capacité d'adaptation des individus, et donc dans la persistance des espèces dans les environnements urbains. De façon à mieux comprendre comment et à quel point les vertébrés peuvent répondre aux modifications environnementales associées à l'urbanisation, il apparaît donc tout à fait essentiel d'utiliser une approche mécanistique, notamment, par l'étude de la physiologie du stress.*

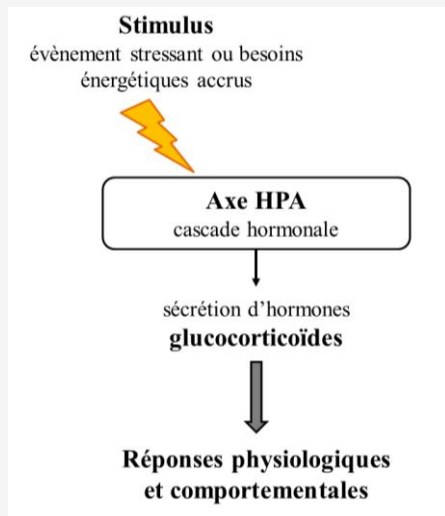
Encadré D : La réponse au stress chez les vertébrés.

Figure I : Fonctionnement de la réponse au stress chez les vertébrés.

La réponse au stress est sous le contrôle de l'axe hypothalamo - hypophyse - glandes adrénales (HPA pour « hypothalamic - pituitary - adrenal ») et résulte en une libération élevée d'hormones glucocorticoïdes (GCs : cortisol, corticostérone ; **Figure I**) : Les mécanismes physiologiques associés au stress sont activés par des stimuli environnementaux (événement stressant, contraintes énergétiques). En réponse, une cascade hormonale se met en place et entraîne une augmentation rapide de la sécrétion de GCs. Au final, les niveaux de ces hormones vont engendrer des réponses physiologiques et comportementales permettant à l'organisme de faire face à la perturbation.

Les effets biologiques des GCs vont dépendre de leur niveau de sécrétion (concentrations plasmatiques).

Ainsi, on distingue (**Figure J**) :

- **Le taux basal** (concentrations en GCs en dehors de tout événement stressant) : sécrétion relativement faible suivant un rythme journalier ou saisonnier. Il est fortement lié au statut énergétique d'un organisme.
- **Le taux induit par un stress** (en réponse à un événement stressant) : sécrétion rapide et forte qui va induire des modifications physiologiques et comportementales ayant pour but de maximiser la survie immédiate au détriment de fonctions comme la croissance ou la reproduction.

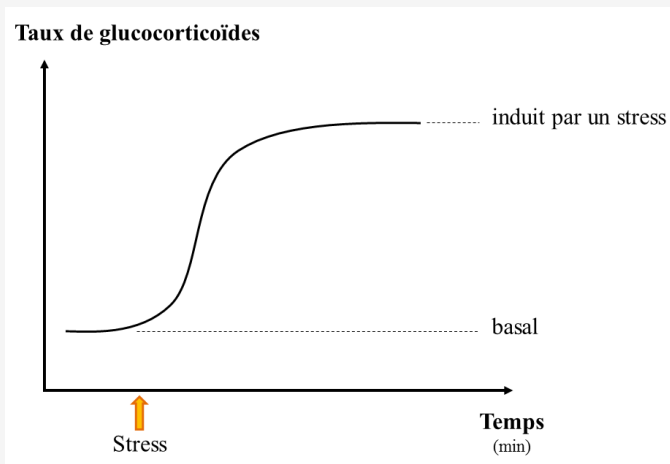


Figure J : Taux de glucocorticoïdes basaux et induits par un stress.

Dans le cas d'un stress ponctuel, une augmentation à court-terme de la sécrétion de GCs est bénéfique puisqu'elle va permettre la mise en place de réponses adaptatives à une situation de danger immédiat. Cependant, des expositions prolongées ou répétées à des perturbations peuvent conduire à une élévation chronique des taux de GCs et provoquer une surcharge allostatique (ou stress chronique). Dans ces conditions, les niveaux élevés de GCs peuvent avoir un certain nombre d'effets néfastes (croissance, reproduction, système immunitaire, survie).

Sources : Wingfield et al., 1998; Kitaysky et al., 1999; Sapolsky et al., 2000; McEwen & Wingfield, 2003; Wingfield & Sapolsky, 2003; Romero, 2004; Landys et al. 2006; Romero et al., 2009; Wingfield, 2013.

4.2. Des contraintes de la vie urbaine encore mal comprises

Il apparaît également, à l'heure actuelle, qu'il existe encore de nombreuses interrogations concernant les défis de la vie urbaine. En effet, les individus urbains sont exposés à un très grand nombre de conditions environnementales particulières, dont certaines peuvent avoir des effets potentiellement néfastes sur la reproduction et la survie des vertébrés (pollutions diversifiées et accrues, notamment). Cependant, on ignore encore souvent :

- **À quel point les individus urbains sont exposés à ces contraintes et quelles en sont les conséquences :** C'est par exemple le cas de la pollution chimique, et notamment, de l'exposition des populations urbaines aux métaux lourds. Bien que l'on connaisse déjà la large gamme d'impacts négatifs que peuvent avoir les métaux lourds sur les vertébrés (Wolfe et al., 1998; Scheuhammer et al., 2007; Walker et al., 2012; Rice et al., 2014), peu d'études s'y sont intéressées dans un contexte d'urbanisation. En effet, la grande majorité des études se sont focalisées sur des espèces des milieux aquatiques (Furness & Camphuysen, 1997; Burger & Gochfeld, 2004; Kalisińska et al., 2004; Blévin et al., 2013; Carravieri et al., 2014), ou dans de sites particulièrement contaminés (Janssens et al., 2002; Dauwe et al., 2004; Berglund et al., 2011; Coeurdassier et al., 2012), et ce n'est que plus récemment que certaines études se sont intéressées aux niveaux de contamination par les métaux lourds dans les milieux urbains en comparaison des zones rurales alentours (Scheifler et al., 2006; Swaileh & Sansur, 2006; Roux & Marra, 2007; Frantz et al., 2012). A l'heure actuelle, on ignore donc encore souvent à quel point les individus sont exposés à ces substances chimiques en ville, et si la pollution par les métaux lourds peut effectivement représenter une menace pour les vertébrés évoluant dans des milieux urbains. Notamment, il est intéressant de noter que la plupart de ces substances sont connues pour être des perturbateurs endocriniens, c'est-à-dire qu'elles sont capables de perturber le fonctionnement du système hormonal de l'organisme (Colborn et al., 1993; Giesy et al., 2003; Tan et al., 2009), et ce, souvent même à de très faibles concentrations. Compte tenu de l'importance du fonctionnement de nombreux mécanismes physiologiques (notamment ceux associés au stress) dans la capacité d'adaptation des vertébrés aux perturbations de leur environnement, le dérèglement de ces mécanismes par des polluants chimiques en milieu urbain pourrait avoir de lourdes conséquences pour les vertébrés qui y évoluent.

- **Quels peuvent être les effets de certaines de ces contraintes :** Les études sur l'impact de certains facteurs caractéristiques des environnements urbains sur les vertébrés se sont parfois

focalisées sur un contexte particulier, négligeant alors d'autres effets potentiels. C'est notamment le cas de la pollution sonore. En effet, bien que les impacts de l'exposition au bruit d'origine anthropique sur la faune urbaine ont abondamment été étudiés dans le contexte de la perturbation de la communication acoustique (Slabbekoorn & Peet, 2003; Brumm & Slabbekoorn, 2005; Slabbekoorn & Ripmeester, 2008; Barber et al., 2010), étonnamment, très peu d'études se sont intéressées aux possibles effets de la pollution sonore sur d'autres paramètres, tels que le masquage de signaux acoustiques non liés à la communication, ou encore, les possibles impacts directs sur le développement et le fonctionnement des organismes (Barber et al., 2010; Kight & Swaddle, 2011).

4.3. Objectifs de la thèse

Dans ce contexte général, l'objectif central de cette thèse est **d'améliorer notre compréhension de l'influence de l'urbanisation sur les espèces évoluant dans les environnements urbains**, notamment en essayant de mieux comprendre :

- La réponse des individus face aux conditions fortement modifiées des environnements urbains.
- Quelles contraintes les facteurs caractéristiques des environnements urbains imposent aux espèces.

En effet, il semble crucial à l'heure actuelle d'essayer de comprendre comment les organismes sont affectés par les environnements urbains (sont-ils contraints ou non ?), mais également comment ils peuvent ou non s'adapter à ces contraintes.

Pour cela, nous avons choisi de nous intéresser tout particulièrement à **l'étude de la physiologie du stress** car elle pourrait nous renseigner à la fois sur (1) le ressenti qu'un organisme a de son environnement (degré de stress, contraintes énergétiques) et sur (2) sa capacité à faire face aux perturbations (sensibilité au stress). De plus, nous avons utilisé des **approches corrélatives et expérimentales à différents niveaux** (l'urbanisation dans sa globalité et à l'échelle de certaines de ces contraintes) afin d'essayer de mieux comprendre, d'une part, l'influence globale de l'urbanisation sur les passereaux, et d'autre part, l'impact que certaines contraintes caractéristiques des environnements urbains pourraient avoir sur les individus urbains.

Ce manuscrit de thèse s'articule en deux chapitres (**Figure K**), chacun étant construit sur la base d'articles scientifiques, précédés du contexte et d'un résumé des méthodes utilisées, et conclut par une synthèse des résultats obtenus.

Le **Chapitre 1** présentera l'approche corrélative pour laquelle, nous nous sommes intéressés dans un premier temps à **l'influence globale de l'urbanisation sur la condition et la physiologie du stress** des passereaux, puis focalisés dans un second temps, sur **l'influence de l'urbanisation sur la contamination par les métaux lourds des individus et son lien avec la physiologie du stress**.

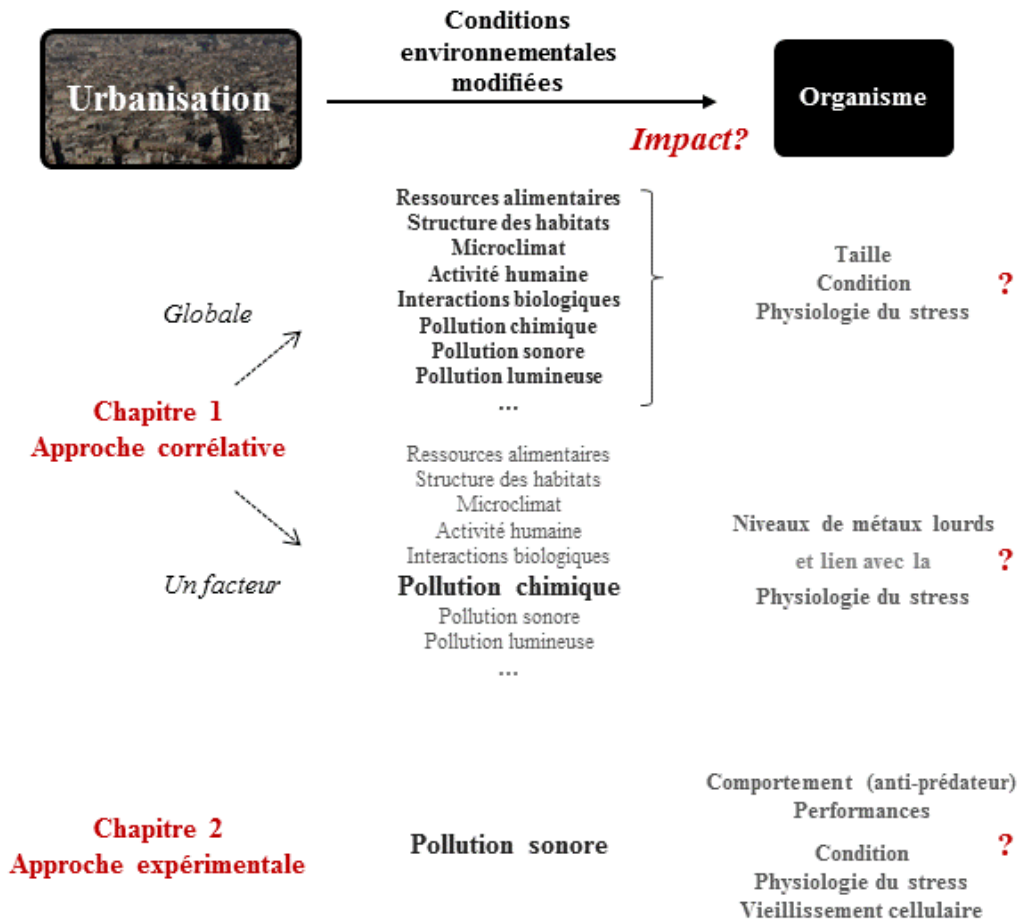


Figure K : Étude de l'influence de l'urbanisation sur les passereaux, approches corrélatives et expérimentales à différents niveaux (influence de l'urbanisation dans sa globalité et influence de certaines contraintes caractéristiques de l'environnement urbain).

Le **Chapitre 2** présentera l'approche expérimentale dans laquelle nous nous sommes intéressées à l'étude d'une contrainte spécifique de l'environnement urbain : la pollution sonore. En particulier nous nous sommes attachés à **l'évaluation des effets de l'exposition au bruit urbain**, en nous focalisant sur les impacts potentiels de la pollution sonore **sur le développement, la physiologie et les comportements non associés à la communication**, qui ont été peu considérés jusque-là.

**CHAPITRE 1 : IMPACT DE L'URBANISATION SUR
LA CONDITION ET LA PHYSIOLOGIE, APPORTS DE
L'ÉTUDE DU STRESS ET DE LA CONTAMINATION PAR LES
MÉTAUX LOURDS CHEZ LES PASSEREAUX**

1. CONTEXTE GÉNÉRAL

A l'heure actuelle, l'impact de l'urbanisation sur les vertébrés sauvages à l'échelle des communautés a déjà bien été documenté (Blair, 1996; Clergeau et al., 1998; McKinney, 2002, 2008; Chace & Walsh, 2006; Croci et al., 2008; Hamer & McDonnell, 2010). L'ensemble de ces études a permis de mieux comprendre pourquoi certaines espèces sont absentes des zones urbaines (« urban avoiders ») alors que d'autres arrivent à les coloniser (« suburban adaptable »), voire même à y prospérer (« urban exploiters »). Cependant, pour les espèces capables de persister dans les villes, les mécanismes sous-jacents et les conséquences de l'adaptation à la vie urbaine sont encore très mal compris (Shochat et al., 2006; Bonier, 2012; Sol et al., 2013; Partecke, 2014). En effet, les conditions environnementales particulièrement altérées des environnements urbains (structure et conditions abiotiques des habitats, ressources alimentaires, interactions biologiques, dérangement humain, pollutions chimiques, lumineuses, et sonores) exposent les organismes à de nouvelles pressions de sélection, et en conséquence, l'urbanisation conduit à des divergences phénotypiques entre les populations urbaines et rurales (notamment de la morphologie, de la physiologie et du comportement ; Slabbekoorn & Peet, 2003; Rasner et al., 2004; Partecke et al., 2006; Møller, 2008; Evans et al., 2009a; McCleery, 2009; Møller et al., 2010; Lucas & French, 2012). Ces modifications se révèlent complexes puisqu'elles diffèrent non seulement entre les espèces mais également au sein des populations d'une même espèce (Evans et al., 2009a; Bonier, 2012). Il est donc souvent difficile d'évaluer si les individus et les espèces arrivent effectivement à s'adapter aux contraintes de la vie urbaine ou si elles les subissent. Dans un monde qui s'urbanise très rapidement, il apparaît donc crucial d'essayer de mieux comprendre comment les organismes sont affectés par l'environnement urbain, mais également comment ils peuvent ou non s'adapter à ses contraintes.

Dans ce contexte, l'étude de la condition corporelle et des contraintes physiologiques des individus évoluant dans les environnements urbains pourrait permettre de mieux comprendre l'influence de l'urbanisation sur les vertébrés. En effet, la condition corporelle reflète le statut énergétique (ou nutritionnel) d'un individu, et est souvent considérée comme un bon indicateur de son état de santé et de sa qualité (Stevenson & Woods, 2006; Peig & Green, 2009, 2010). De plus, il a été montré qu'elle peut être fortement liée à la valeur sélective d'un individu et peut indiquer un stress environnemental (Romero & Wikelski, 2001, 2002; Stevenson & Woods, 2006; Peig & Green, 2009). De ce fait, l'étude de la condition des individus est très souvent

utilisée afin d'évaluer l'état des populations, notamment dans le domaine de la biologie de la conservation (Stevenson & Woods, 2006). Afin d'estimer la condition corporelle d'un organisme, les écologistes utilisent majoritairement des indicateurs morphologiques (Schulte-Hostedde et al., 2001; Peig & Green, 2009; Labocha & Hayes, 2012). Cependant, l'utilisation d'autres marqueurs, tels que des paramètres biochimiques et physiologiques, s'est également développée du fait qu'ils fournissent des informations complémentaires sur l'état et le fonctionnement de l'organisme (Stevenson & Woods, 2006). Notamment, les mesures des niveaux d'hormones glucocorticoïdes (voir **Encadré D** sur la réponse au stress dans l'Introduction Générale) sont de plus en plus utilisées comme biomarqueurs physiologiques de la condition et de l'état de santé des individus (Kitaysky et al., 1999; Romero & Wikelski, 2001, 2002; Romero, 2004; Walker et al., 2005; Bonier et al., 2009). Les niveaux des glucocorticoïdes (notamment, la corticostérone chez les oiseaux, CORT) sont généralement interprétés comme des indicateurs du « degré de stress » ou de l'état énergétique des individus, et il est couramment considéré que des niveaux élevés de glucocorticoïdes indiquent que les individus ou les populations sont en mauvaise condition, voire même soumis à un stress chronique (Kitaysky et al., 1999; Romero & Wikelski, 2001; McEwen & Wingfield, 2003; Romero, 2004; Bonier et al., 2009; Lynn et al., 2010). De plus, la réponse au stress (augmentation forte et rapide des taux de glucocorticoïdes en réponse à un événement stressant) est le mécanisme physiologique permettant à l'organisme de faire face aux perturbations de son environnement (**Encadré D**). La mesure de l'intensité de cette réponse (amplitude de l'augmentation des niveaux de glucocorticoïdes) peut permettre d'évaluer la sensibilité au stress de l'individu (Wingfield et al., 1998; Wingfield & Sapolsky, 2003; Wingfield, 2008). De manière générale, l'étude de la physiologie du stress peut donc nous renseigner, d'une part, sur les contraintes physiologiques (stress et contraintes énergétiques) auxquelles sont confrontés les individus, et d'autre part, sur leur capacité d'adaptation aux perturbations de l'environnement.

Un certain nombre d'études, conduites dans la majorité sur des oiseaux, se sont intéressées à l'influence de l'urbanisation sur la condition des individus en utilisant des marqueurs morphologiques et/ou physiologiques (voir par exemple : Hõrak et al., 2004; Partecke et al., 2006; Bonier et al., 2007a; Liker et al., 2008; Fokidis et al., 2009; Zhang et al., 2011; Atwell et al., 2012; Bókony et al., 2012; Lucas & French, 2012; Costantini et al., 2014). Certaines études ont rapporté que les individus urbains sont en moins bonne condition que les individus ruraux

(Partecke et al., 2005; Fokidis et al., 2008; Liker et al., 2008; Bókony et al., 2010; Chávez-Zichinelli et al., 2013), alors que d'autres n'ont pas observé une telle différence (Fokidis et al., 2008; Bókony et al., 2012) ; et les résultats concernant la physiologie du stress se sont également révélés incohérents (voir Bonier, 2012 pour une revue de la littérature sur le sujet). Du fait de ces divergences, il est encore difficile à l'heure actuelle de déterminer si les organismes évoluant en milieu urbain sont contraints ou non par leur environnement. Cependant, il est important de noter que la plupart de ces études se sont focalisées sur un nombre limité de marqueurs de la condition (souvent un seul), et un nombre limité de sites le long du gradient d'urbanisation (la majorité ne compare que deux populations), rendant difficile d'évaluer pleinement l'impact de l'urbanisation sur la condition des vertébrés.

Dans cette partie, nous nous sommes donc intéressés, dans un premier temps, à l'impact global de l'urbanisation sur la condition des vertébrés, en nous focalisant sur le cas du moineau domestique. En effet, bien qu'il est certainement l'un des oiseaux ayant le mieux colonisé les environnements urbains, le moineau domestique connaît un important déclin de ses populations depuis plusieurs décennies, et ce, en particulier dans les villes Européennes (De Laet & Summers-Smith, 2007; Shaw et al., 2008); et les raisons de ces déclins urbains sont encore très mal comprises. A l'heure actuelle, les études qui se sont intéressées à l'influence de l'urbanisation sur la condition des moineaux ont rapporté des résultats contradictoires (Liker et al., 2008; Bókony et al., 2012), et il est donc difficile de comprendre si les individus sont contraints ou non par l'environnement urbain et s'ils peuvent ou non s'adapter à ses contraintes.

Ainsi, dans l'**Article 1**, nous avons cherché à mieux comprendre l'influence de l'urbanisation sur le statut énergétique des moineaux domestiques en utilisant une approche multi-paramètres. Pour cela, nous avons simultanément évalué plusieurs indicateurs de la condition (morphologiques, hormonaux et hématologiques) chez des individus adultes et juvéniles de 4 populations de moineaux domestiques évoluant dans des habitats contrastés en termes d'urbanisation (deux sites urbains et deux sites ruraux), afin de tenter de répondre aux questions suivantes :

- (1) Les individus urbains et ruraux diffèrent-ils dans leur taille, leur condition et leur physiologie (degré de stress et de réponse face aux perturbations de l'environnement) ?
- (2) Les individus urbains semblent-ils donc (i) contraints par leur environnement, ou au contraire, (ii) capables de faire face aux perturbations environnementales, et de tirer des bénéfices de leur vie urbaine ?
- (3) Les individus sont-ils impactés de façon différente en fonction du stade de vie (juvénile *versus* adulte) ?

De plus, la mise en place d'un programme de prélèvements de plumes sur moineau domestique en début de thèse, nous a également permis d'aborder ces questions à une grande échelle, grâce à la récolte de données dans 30 populations réparties sur tout le territoire français **(Résultats préliminaires)**

Bien que cette première approche nous permette d'essayer de mieux comprendre l'influence globale de l'urbanisation sur les passereaux, elle ne nous permet cependant pas de faire le lien avec des contraintes spécifiques du milieu urbain. En effet, les nombreuses conditions environnementales modifiées des environnements urbains peuvent toutes impacter (certaines de façons positives, d'autres de manières négatives) les individus. Dans un monde qui s'urbanise rapidement, certaines caractéristiques des environnements urbains potentiellement stressantes pourraient être de plus en plus nombreuses. Afin de mieux comprendre comment et à quel point les individus urbains peuvent faire face aux perturbations de leur environnement, il apparaît nécessaire d'évaluer à quel point ils sont exposés à ces conditions environnementales altérées et quels peuvent être les effets néfastes potentiels qui pourraient y être associés. Par exemple, même à de faibles doses, les métaux lourds ont la capacité d'altérer ou de perturber le fonctionnement physiologique des organismes. La contamination par les métaux lourds pourrait donc représenter une contrainte stressante pour les vertébrés sauvages en milieu urbain. Dans ce contexte, la mesure des niveaux de stress (corticotérocortone) pourrait être un outil particulièrement utile pour évaluer à quel point la contamination par les métaux lourds pourrait affecter les vertébrés dans les milieux urbains.

Dans cette partie, nous nous sommes donc intéressés, dans un second temps, à la contamination par les métaux lourds, une contrainte potentiellement importante, mais encore peu étudiée dans un contexte d'urbanisation. En effet, bien que les nombreux impacts négatifs possibles de la contamination par les métaux lourds ne soient certainement plus à démontrer, peu d'études s'y sont intéressées dans les milieux urbains. Il est donc difficile de savoir, à l'heure actuelle, à quel point les individus urbains peuvent être exposés à cette contamination et quelles peuvent en être les conséquences.

Ainsi, dans l'**Article 2**, nous avons cherché à évaluer **l'impact de l'urbanisation sur la contamination par les métaux lourds et les niveaux de stress** de merles noirs, adultes et juvéniles, en mesurant simultanément les niveaux de 5 métaux lourds (plomb, cadmium, mercure, cuivre et zinc) et les niveaux de corticostérone, dans les plumes d'individus échantillonnées le long d'un gradient d'urbanisation (milieu rural à ville de taille moyenne). Grâce à cette étude, nous avons essayé de répondre aux deux questions principales suivantes :

- (1) L'urbanisation est-elle à l'origine d'une contamination par les métaux lourds plus importante, et ce, même dans le cas d'environnements modérément urbanisés ?
- (2) La contamination par les métaux lourds est-elle associée à des niveaux de stress plus élevés ?

2. RÉSUMÉ DES MÉTHODES

Les méthodes utilisées pour répondre aux différents objectifs de cette partie étant décrites dans les articles scientifiques, je ne décrirais ici que brièvement les méthodes d'échantillonnage, et résumerais sous forme d'un tableau les différentes mesures, prélèvements, et analyses de laboratoire associées (**Tableau B**).

2.1. Captures d'individus au filet et prélèvements

Les données utilisées pour évaluer la taille, la condition et la physiologie du stress des moineaux, ont été récoltées grâce à la capture d'individus à l'aide de filets japonais dans de multiples populations urbaines et rurales de moineaux domestiques. Les données ont été récoltées à plusieurs échelles :

À l'échelle nationale : En début de thèse, nous avons mis en place un programme de prélèvements de plumes sur moineau domestique (Protocole disponible en **Annexe 1**) grâce à une collaboration avec le Centre de Recherches par le Baguage des Populations d'Oiseaux (CRBPO) du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle qui dispose d'un réseau de bagueurs bénévoles. Ce programme avait pour but la capture d'individus adultes et juvéniles dans des sites contrastés en termes de degré d'urbanisation sur tout le territoire français. Ainsi, en 2013, 6 bagueurs ont participé au programme et capturé un total de 309 individus dans 12 sites. Le programme a été reconduit en 2014, avec 23 bagueurs volontaires qui ont permis l'échantillonnage de plus de 600 moineaux dans 30 sites (**Figure L**). Les périodes de captures s'étendaient de février à août. Chaque individu était mesuré (longueur du bec, du tarse et de l'aile pliée), pesé et ses 2 rectrices centrales devaient être prélevées (voir les détails du protocole en **Annexe 1**).

À l'échelle régionale : Nous avons également effectué nous-même des captures de moineaux dans 4 sites en Poitou-Charentes (2 sites urbains : dans les villes de Niort et de La Rochelle ; et deux sites ruraux : au Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC) et dans le village de Villefollet ; **Figure L**), pendant les deux premières années de thèse. À la différence des captures effectuées par le réseau de bagueur, des mesures et prélèvements supplémentaires (notamment prises de sang ; protocole de réponse au stress) ont été réalisées. Les moineaux ont été capturés à l'aide de filets japonais ou au nichoir pendant différentes périodes de leur cycle annuel (avant, pendant et après la reproduction). Notamment, pendant la saison de reproduction de 2013, nous

avons capturé 110 moineaux (68 adultes et 42 juvéniles) qui nous ont servi pour l'étude présentée dans l'**Article 1**. Lors des sessions de captures de moineaux domestiques, nous avons également capturé un certain nombre de merles noirs qui ont également été échantillonnés (prélèvement de plumes, **Article 2**).

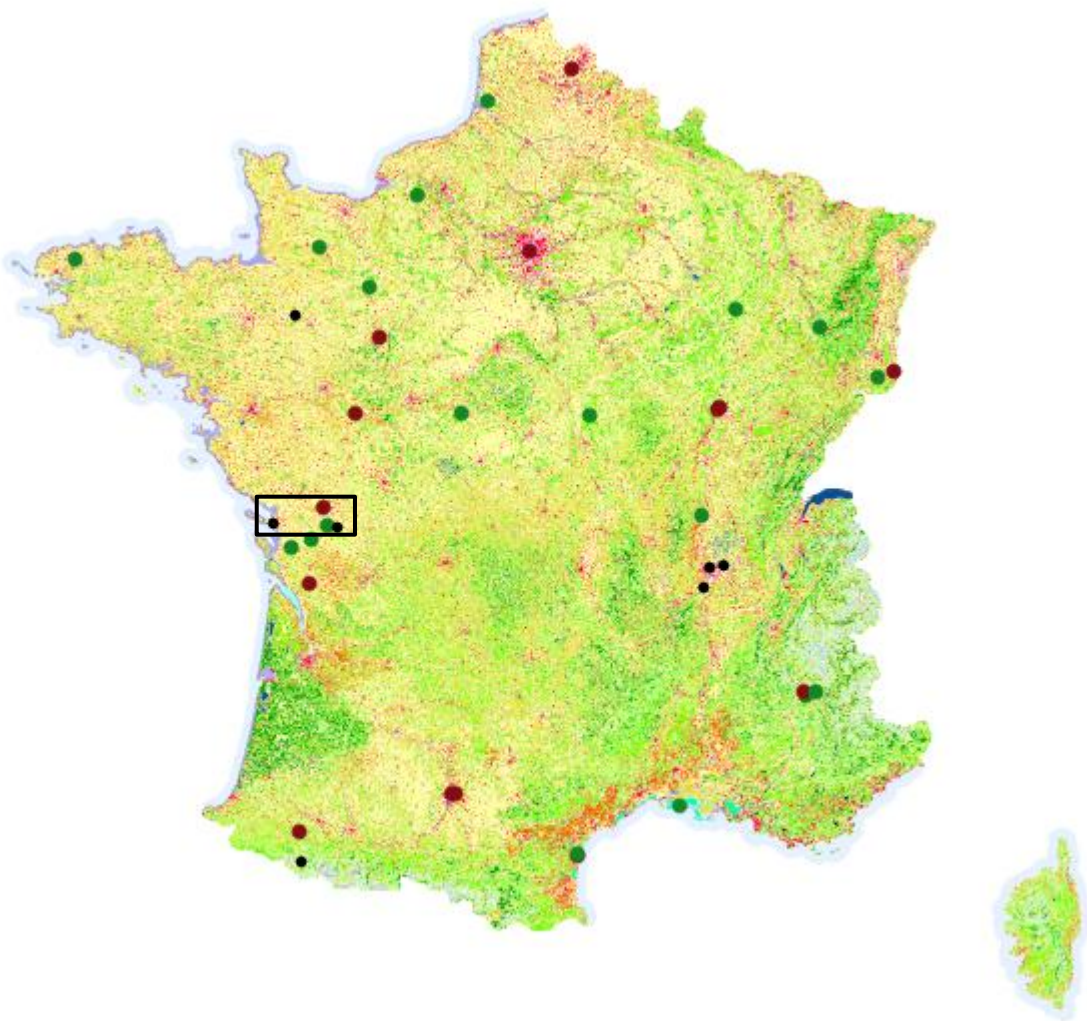


Figure L : Répartition des différents sites de captures de moineaux sur le territoire français.

Le fond de carte est issu des données d'occupation du sol de la base de données CORINE LAND COVER. Les points rouges représentent les sites urbains, les points verts représentent les sites ruraux, et les points noirs correspondent à des sites uniquement échantillonnés en 2013. Les 4 points encadrés correspondent aux sites pour lesquels j'ai effectué les captures.

Le protocole de la réponse au stress :

Lors des captures de moineaux à l'échelle régionale, nous avons effectué deux prises de sang en suivant un protocole de réponse au stress standardisé (Wingfield et al., 1994). Notamment, afin de pouvoir mesurer le taux basal de corticostérone (niveau indépendant du stress de capture), le prélèvement sanguin doit être effectué en moins de 3 minutes après la capture (Romero & Reed, 2005). Les filets japonais doivent donc être surveillés en permanence lors des sessions de captures (Angelier et al., 2010). Dès qu'un moineau est capturé, un chronomètre est déclenché, l'individu est extrait du filet (démaillage), et la première prise de sang est effectuée le plus rapidement possible. Le sang est prélevé au niveau de la veine alaire à l'aide d'une aiguille (27G) et de capillaires héparinés (~150 µl + un micro-capillaire de 10 µL pour mesurer l'hématocrite), puis transféré dans un tube Eppendorf. Pour mesurer la réponse au stress, l'oiseau est ensuite gardé dans un sac en toile et une seconde prise de sang est effectuée après 30 minutes (Wingfield et al., 1994). Cette deuxième prise de sang correspond au pic maximum de corticostérone lors du stress chez le moineau (taux induit par un stress ; Lendvai et al., 2007), et nous renseigne sur leur sensibilité au stress. Les prélèvements sanguins sont enfin centrifugés (7 minutes à 4 500 tours/min), et le plasma séparé du culot (cellules sanguines). Les échantillons sont stockés dans un congélateur à -25°C en attendant les dosages.

2.2. Collecte de merles victimes du trafic routier

Au cours de cette thèse, nous avons collecté un certain nombre d'oiseaux retrouvés morts sur la route. La carcasse de l'oiseau était récupérée, en prenant soin de noter la date et les coordonnées géographiques du lieu de collecte, puis stockée dans des congélateurs à -20°C en attendant sa dissection. Ainsi, nous avons récolté plus de 130 individus (passereaux pour la grande majorité, ainsi que quelques espèces de rapaces). Au laboratoire, les oiseaux ont été déplumés (primaires, rectrices, plumes de poitrine et plumes de dos) puis disséqués afin de prélever les muscles pectoraux, le foie et le cerveau. Ces différents prélèvements étaient destinés à l'analyse des concentrations de métaux lourds (différents tissus) et de corticostérone (plumes). Notamment, nous avons récolté 44 merles noirs dans des habitats contrastés dans leur degré d'urbanisation qui nous ont servi pour l'étude présentée dans l'**Article 2**.

2.3. Résumé des mesures, prélèvements et analyses de laboratoire (voir Tableau B)

Tableau B : Résumé des différentes mesures et prélèvements effectués, et des indices et analyses de laboratoire associées. Le détail des méthodes est disponible dans les manuscrits correspondant.

Mesure et prélèvement	Espèce	Indice	Analyse de laboratoire	Manuscrit
Mesures morphologiques				
Longueur de l'aile Longueur du tarse Longueur du bec Masse	<i>Passer domesticus</i>	Taille Indice de la condition : Scaled Mass Index (Peig & Green, 2009)		Article 1 & Résultats préliminaires
Plumes				
Rectrices centrales	<i>Passer domesticus</i>	Qualité des plumes (densité de la plume, et nombre de barres alaires) Asymétrie fluctuante		Résultats préliminaires
Rectrices centrales Plumes de poitrine	<i>Passer domesticus</i> <i>Turdus merula</i>	Niveaux de CORT (« degré de stress ») dans les plumes	Analyses effectuées au CEBC Les concentrations de CORT dans les plumes ont été mesurées en suivant le protocole décrit par (Bortolotti et al., 2008) avec quelques modifications mineures, et selon le protocole de dosage radioimmunologique décrit dans Lormée et al., (2003)	Article 2
Plumes de poitrine	<i>Turdus merula</i>	Niveaux de Métaux lourds	Analyses effectuées au LIENSs (Université de La Rochelle) <u>Lavage des plumes</u> (Blévin et al., 2013) <u>Mercure</u> : dosages réalisés grâce à un Analyseur de mercure (Altec AMA 254) en suivant le protocole décrit dans Blévin et al., (2013). <u>Autres Métaux (dont plomb, cadmium, cuivre et zinc)</u> : dosages réalisés par spectrométrie de masse (ICP-MS) et par spectrométrie à émission optique (ICP-OES) (Metian et al., 2008)	Article 2

Tableau B (Suite)

Mesure et prélèvement	Espèce	Indice	Analyse de laboratoire	Manuscrit
Sang				
Cellules sanguines	<i>Passer domesticus</i>	Sexe de l'individu (cas des juvéniles)	Analyses effectuée au CEBC. Sexage moléculaire (Fridolfsson & Ellegren, 1999)	<i>Article 1</i>
Plasma	<i>Passer domesticus</i>	Niveaux de CORT basale (« degré de stress ») et niveaux de CORT induite par un stress (« sensibilité au stress ») (grâce au protocole de réponse au stress)	Analyses effectuées au CEBC. Les concentrations plasmatiques de CORT ont été mesurées par dosage radioimmunologique en suivant le protocole décrit dans Lormée et al., (2003)	<i>Article 1</i>
Sang total	<i>Passer domesticus</i>	Hématocrite (proportion relative de cellules sanguines par rapport au plasma)	Mesuré directement sur le terrain sur un micro-capillaire de sang (micro-centrifugeuse et pied à coulisse)	<i>Article 1</i>

**3. IMPACT DE L'URBANISATION SUR LA TAILLE, LA CONDITION ET LA PHYSIOLOGIE
DU STRESS CHEZ LE MOINEAU DOMESTIQUE**

ARTICLE 1

**Influence of Urbanization on Body Size, Condition, and Physiology
in an Urban Exploiter: a Multi-component Approach**

Publié dans PLOS ONE

RESEARCH ARTICLE

Influence of Urbanization on Body Size, Condition, and Physiology in an Urban Exploiter: A Multi-Component Approach

Alizée Meillère*, François Brischoux, Charline Parenteau, Frédéric Angelier

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle, Villiers-en-Bois, France

* alizee.meillere@gmail.com



OPEN ACCESS

Citation: Meillère A, Brischoux F, Parenteau C, Angelier F (2015) Influence of Urbanization on Body Size, Condition, and Physiology in an Urban Exploiter: A Multi-Component Approach. PLoS ONE 10(8): e0135685. doi:10.1371/journal.pone.0135685

Editor: Claudio Carere, Università della Tuscia, ITALY

Received: June 7, 2015

Accepted: July 25, 2015

Published: August 13, 2015

Copyright: © 2015 Meillère et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

Funding: This work was funded by the Fondation Fyssen (grant to FA) and by the Centre National de la Recherche Scientifique. AM was supported by a grant from the Région Poitou-Charentes and the Conseil Général des Deux-Sèvres. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Abstract

Consistent expanding urbanization dramatically transforms natural habitats and exposes organisms to novel environmental challenges, often leading to reduced species richness and diversity in cities. However, it remains unclear how individuals are affected by the urban environment and how they can or cannot adjust to the specific characteristics of urban life (e.g. food availability). In this study, we used an integrative multi-component approach to investigate the effects of urbanization on the nutritional status of house sparrows (*Passer domesticus*). We assessed several morphological and physiological indices of body condition in both juveniles (early post-fledging) and breeding adults from four sites with different levels of urbanization in France, Western Europe. We found that sparrows in more urbanized habitats have reduced body size and body mass compared to their rural conspecifics. However, we did not find any consistent differences in a number of complementary indices of condition (scaled mass index, muscle score, hematocrit, baseline and stress-induced corticosterone levels) between urban and rural birds, indicating that urban sparrows may not be suffering nutritional stress. Our results suggest that the urban environment is unlikely to energetically constrain adult sparrows, although other urban-related variables may constrain them. On the other hand, we found significant difference in juvenile fat scores, suggesting that food types provided to young sparrows differed highly between habitats. In addition to the observed smaller size of urban sparrows, these results suggest that the urban environment is inadequate to satisfy early-life sparrows' nutritional requirements, growth, and development. The urban environment may therefore have life-long consequences for developing birds.

Introduction

Pressures that human activities exert on the environment are steadily increasing and substantially affect ecosystem function [1]. In particular, consistent expanding urbanization irreversibly transforms the structure and ecological processes of natural habitats [2,3]. While some

species seem to benefit from the urban environment (“urban exploiters”), many others seem unable to persist in cities (“urban avoiders”), and as a result, species richness and diversity overall is low in urban areas, especially for avian communities [3–6]. Indeed, urbanization exposes organisms to novel environmental challenges because of the specific characteristics of urban environments (e.g., resource availability, micro-climate, species interactions, disturbances, pollution; [7–13]). While the impact of urbanization on communities has been well documented [3–6,14,15], the mechanisms underlying organisms’ responses to urbanization are still poorly understood [8,16,17]. Yet, the modified environmental conditions of urban environments expose organisms to new selective pressures that are likely to affect wild vertebrates. For instance, studies have reported differences in behavior, morphology, and physiology between urban and non-urban populations (e.g., [18–23]) in a large range of species. Because the ability to successfully adapt to urban-related environmental changes can vary with species’ ecological and life history traits (e.g., dispersal ability, behavioral flexibility, diet, stress tolerance, annual fecundity [15,24,25]), organisms’ responses to urbanization differ highly among species. In a rapidly urbanizing world, it is crucial to understand not only how free-living organisms are affected by the urban environment, but also how they can or cannot adjust to its constraints.

Among other factors, food availability can be dramatically modified in cities [2,26,27]. Food types, quantity, and predictability certainly differ between rural and urban areas, and this is likely to have huge effect on individual fitness because energetic status is known to affect survival, reproductive performance, and the development of wild vertebrates [28–30]. However, the ultimate consequences of urban food resources on free-living organisms remain subject to debate [30–32]. First, food availability and predictability can be increased in cities compared to natural habitats because of human activities that consistently provide reliable food year-round [26]. Therefore, one could expect urban vertebrates to benefit from their environment and to be in overall good body condition (i.e., energetic state of an individual). Second, high food predictability could counter-intuitively have the opposite influence on body condition. Accumulating body reserves serves as a buffer against unpredictable temporary food shortage in birds [33,34], but is also associated with important metabolic and/or locomotory costs [35,36]. Therefore, individuals are predicted to reduce their body mass when living in a highly predictable environment where food shortages are scarce (i.e., adaptive mass regulation; reviewed in [37]), such as urban environments. Finally, although food quantity may not be impoverished in cities, high urban avian density could lead to strong inter-individual competition, and therefore, to poor food availability, overall [26,38]. In addition, urban wild vertebrates might rely on human-provided food (e.g., birdseed, refuse) because natural food is limited in terms of quantity and quality in cities [39–41]. Such food sources may be of insufficient quality and might not cover all nutritional requirements of urban wild vertebrates, especially during critical life-history stages (e.g., nestling or juvenile stages) or costly life-history events (e.g., reproduction) [27]. For these reasons, an urban diet may be insufficient to sustain energetic demands, therefore leading to poor body condition in urban individuals.

Because the same body condition pattern can result from different causes, assessing the exact energetic situation of urban wild vertebrates is challenging. To disentangle all these hypotheses, it is necessary to measure complementary indices of body condition. In addition to classical morphometric indices [42,43], further proxies for condition should be used, such as fat and pectoralis muscle scores [44–46]. These scores can aid in understanding whether differences in body condition are associated with energetic constraints or with an adaptive reduction of body mass [47,48]. Individuals are predicted to maintain their muscle mass and to preferentially reduce their fat stores when reducing their body mass for adaptive purposes, such as migration or reproduction [49,50]. However, both fat and muscle stores are predicted to

decline when individuals become energetically constrained [49,51]. Because of the determinate growth of some vertebrates (e.g., birds, mammals), morphological measures are also crucial to consider when assessing the energetic situation of developing individuals [52]. Finally, other physiological indices can also be useful to understand the impact of specific environmental conditions on individual energetic status [16,22,53,54]. For instance, hematocrit is known to vary with energetic demands [55], and low hematocrit is also thought to be associated with survival costs in birds [56,57]. Therefore, low hematocrit could be an indicator of poor health status [55,58], and as a consequence, could provide a useful indicator of potential energetic constraints in urban birds. Likewise, corticosterone (hereafter CORT, the primary avian stress hormone) is an important mediator of allostasis, and CORT levels and the adrenocortical stress response are strongly related to the energetic status of an organism [59,60]. Thus, fasting usually triggers CORT secretion [61–65] whereas food intake is associated with a reduction of CORT levels [66,67]. Interestingly, the relationship between CORT levels and body condition is non-linear and CORT levels dramatically increase only when individuals reach a low condition threshold that is associated with nutritional stress [61,68]. Indeed, baseline (i.e., CORT levels in the absence of acute stressful events) and stress-induced CORT levels are known to increase when individuals are fed with food that does not allow sustaining their nutritional needs either quantitatively or qualitatively [69,70]. Moreover, elevated CORT levels are often associated with an increased risk of mortality [68,71–73]. Consequently, CORT levels can be a relevant addition to body condition when assessing the nutritional status of individuals [72,74].

To date, most studies have focused only on a limited number of body condition indices, a limited number of sites, a small sample size, and/or a single life-history stage, therefore making it difficult to fully assess the impact of urbanization on the nutritional status of wild vertebrates (but see [53]). Some studies have reported that urban individuals are in poorer condition than rural ones [75–80], but others have not found this difference [53,77]. The results regarding physiological indices of individual energetic condition are likewise inconsistent [16,19,23,53,81–90]. Because of these discrepancies, it remains difficult to determine whether urban birds are constrained by their environment or not. The house sparrow (*Passer domesticus*) is among the best examples of “urban exploiter” species, and is particularly well suited to investigate this question. Although certainly one of the most successful birds in the urban environment, the house sparrow has undergone population declines in the last several decades, particularly in European cities [91,92] and recent studies have suggested that poor food conditions may be one of the drivers of these declines [53,78,93]. Studies assessing the impact of urbanization on sparrows’ condition have shown that urban adult sparrows are generally in poorer condition than rural ones during the non-breeding season [77–79]. However, these results are not entirely supported by a more recent study [53], that reported no negative effect of urbanization in adult house sparrows. Similarly, studies investigating the influence of urbanization on CORT levels have also found conflicting patterns [53,84,94]. Furthermore, the constraints of urban life are likely to primarily affect individuals during critical life-history stages (e.g., early post-fledging period) and/or during costly stages of the annual cycle (e.g., reproduction), but to date, these periods have been overlooked. Because of the inconsistency of findings, it seems particularly important to investigate whether similar patterns are observed in other geographic locations, and also during constraining life-history stages.

In this study, we investigated the impact of urbanization on the nutritional status of free-living house sparrows using an integrative multi-component approach. We measured several morphological, hematological and hormonal indices of body condition in four populations of house sparrows (*Passer domesticus*), from sites with different levels of urbanization in France, Western Europe. We focused on both juveniles (i.e., young that have fledged during that

Table 1. Predicted response of morphological and physiological variables according to the different hypotheses of the impact of urbanization on the nutritional status of free-living house sparrows.

Variable	Hypotheses		
	Beneficial (Hyp. 1)	Constraining (Hyp.2)	Predictable (Hyp. 3)
Morphological			
Body size	+	-	Ø
Body condition	+	-	-
Fat score	+	-	-
Muscle score	+	-	Ø
Physiological			
Baseline CORT	-	+	Ø
Stress-induced CORT	-	+	Ø
Hematocrit	+	-	Ø

Symbols summarize the differences that should be found between urban and rural birds for each hypothesis (+ higher in urban relative to rural individuals, -lower in urban relative to rural individuals, Ø similar between urban and rural individuals).

doi:10.1371/journal.pone.0135685.t001

season, before their first molt) and breeding adults to understand whether the impact of urbanization on wild birds is especially apparent during the post-fledging period (when the birds are inexperienced) and the reproductive period (when energetic demands are increased) [46]. By monitoring complementary and relevant characteristics of adults and juveniles from four sites, we will test whether house sparrows benefit from the urban environment (hypothesis 1), are constrained by the urban environment (hypothesis 2), adaptively reduced their body mass because of predictable urban food availability (hypothesis 3), and if the observed pattern differs between life-history stages. As explained earlier, each of these non-mutually exclusive hypotheses should be associated with specific patterns regarding our variables of interest (Table 1).

Materials and Methods

Ethics statement

This study was carried out in accordance with all applicable institutional and/or national guidelines for the care and use of animals. All experimental procedures were approved by the “Comité d’Ethique en Expérimentation Animale Poitou-Charentes”, France (authorization number: CE2012-7). Permits for the capture, sampling and banding of house sparrows were issued by the “Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d’Oiseaux” (permit numbers 15077 and 13794 delivered respectively to AM and FA). When sampling occurred on public land (2 sites: CEBC and La Rochelle, see below), permission was granted by the responsible authorities, i.e. the “Préfecture de la Charente-Maritime”, the “Préfecture des Deux-Sèvres”, and the “Centre d’Etudes Biologiques de Chizé”. Capture of sparrows on private property (2 sites: Niort and Villefollet, see below) was carried out with the land owners’ specific permission.

Study species and sites

During the breeding season 2013, we captured 110 house sparrows (68 adults and 42 juveniles) with mist-nets at four sites in Western France (two urban and two rural sites, Table 2). The two urban sites are located within two medium-sized cities (La Rochelle, 46°08’52.8”N, 1°09’12.7”W, 75,000 inhabitants, and Niort, 46°18’46.4”N, 0°28’44.3”W, 58,000 inhabitants) whereas the two rural sites are situated in sparsely populated areas, surrounded by agricultural

areas (in the village of Villefollet, 46°07'37.7"N, 0°16'04.4"W, 200 inhabitants) or by forests (at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé—hereafter CEBC, 46°08'50.5"N, 0°25'34.2"W, ~100 inhabitants). To quantify the degree of urbanization at each capture site, we followed the method developed by [78] for house sparrows. Briefly, we used digital aerial photographs (GoogleMaps) of 1 km x 1 km areas around each capture site that we divided into 100 cells. We extracted five habitat characteristics: mean building density score, number of cells with high building density, number of cells with road, mean vegetation density score, and number of cells with high vegetation density (Table 2). We then calculated an “urbanization score” for each site using the PC1 value from a principal component analysis on the five habitat variables (Table 2). The PC1 accounted for 91.2% of the total variance and correlated positively with artificial surfaces (building and roads) and negatively with vegetation cover.

Bird sampling

Adult and juvenile sparrows were captured by “permanently monitored passive netting” as detailed in [95]. Sparrows were aged as adult or juvenile based on plumage characteristics [96]. Each capture site was sampled weekly: adults were captured from May 13 to August 11 and juveniles from June 16 to August 23. Capture dates did not differ between sites (ANOVA: adults: $F_{3,64} = 2.147$, $p = 0.103$; juveniles: $F_{3,38} = 0.642$, $p = 0.593$). The sample size for each site is summarized in Table 2.

In order to quantify baseline CORT concentrations, birds must be sampled within 3 min of capture [95,97]. We thus monitored the mist-nets permanently until a bird was captured. Immediately after capture, the bird was extracted from the mist-net and blood sampled as quickly as possible (mean \pm SE: 2 min 39 sec \pm 2 sec; range: 1 min 13 sec—3 min 45 sec). Blood samples were collected from the alar vein using a 27-gauge needle and heparanized microcapillary tubes (up to 150 μ L for CORT assay and 10 μ L for hematocrit measurement). CORT levels measured at the first blood sampling were not related to handling time ($r = 0.008$, $p = 0.714$, $n = 110$), and were therefore considered to be representative of “baseline CORT” levels. To measure the stress response, the bird was then kept in a cloth bag and a second blood sample was collected after 30 min (standard capture/restraint stress protocol; [98]). This second sample reflects the maximum CORT level (“stress-induced CORT”). Finally, the bird was banded with a numbered metal ring, weighed, measured (see below for details), and released at its site of capture.

Morphological and hematocrit measurements

All birds were weighed (electronic balance: ± 0.1 g), and their wing length (steel rule: ± 1 mm) and tarsus lengths (caliper: ± 0.1 mm) were measured. For consistency and to avoid potential

Table 2. Habitat characteristics of the capture sites and sample sizes.

Capture Site	Habitat Characteristics						Sample sizes	
	Mean building density score	Number of cells with high building density	Number of cells with road	Mean vegetation density	Number of cells with high vegetation density	Urbanization score (PC1)	Adults	Juveniles
CEBC	0.11	1	23	1.98	98	-2.50	21	12
Villefollet	0.45	11	48	1.72	74	-1.21	21	9
Niort	1.18	24	97	0.82	11	1.61	18	10
La Rochelle	1.22	36	95	0.62	11	2.10	17	11

Sites are listed in increasing order of urbanization (PC1 values from a principal component analysis conducted on the five habitat variables).

doi:10.1371/journal.pone.0135685.t002

methodological bias, morphological and hematocrit measurements were all collected by AM. The repeatability of the morphological measurements was very high (intra-class correlation coefficient R : tarsus length: $R = 0.963$; wing length: $R = 0.999$; $n = 17$). Additionally, we recorded fat and muscle scores as detailed in [44–46]. To assess birds' body condition, we used the "scaled mass index" (hereafter SMI) as recommended by [99,100]. The SMI adjust the mass of all individuals to that expected if they had the same body size [99]. We used tarsus length to calculate the SMI because it best correlated with body mass (tarsus length: $r = 0.444$, $p < 0.001$; wing length: $r = 0.289$, $p < 0.001$). The relationship between body mass and tarsus length was similar for males and females (Likelihood ratio = 1.751, $p = 0.186$) but different for adults and juveniles (Likelihood ratio = 9.039, $p = 0.003$), thus the SMI was calculated separately for adults and juveniles. The SMI was computed for each i individual as follows:

$$SMI_i = M_i \times \left(\frac{L_0}{L_i}\right)^b$$

where M_i and L_i are, respectively, the body mass and the tarsus length of the individual i , L_0 , the arithmetic mean value of tarsus length for the whole study population (adults: $L_0 = 18.76$ mm, $n = 68$; juveniles: $L_0 = 18.11$ mm, $n = 42$) and b the slope estimate of a standardized major axis (SMA) regression of log-transformed body mass on log-transformed tarsus length (adults: $b = 1.35$; juveniles: $b = 2.20$). Finally, we also measured hematocrit levels as an indicator of condition and health status [55,58]. Hematocrit was determined by centrifuging blood in a micro-capillary tube (11000 rpm, 3min): the volume of red blood cells was expressed as a percentage of the total blood volume.

Molecular sexing and hormone assay

Blood samples were centrifuged (4500 rpm, 7min), and plasma and red blood cells were separated and stored at -20°C until analyzed. Adult house sparrows were sexed visually (plumage characteristics; [96]), but the sex of juveniles was determined by molecular sexing as detailed in [101]. Plasma concentrations of CORT were measured in duplicate by radio-immunoassay, as previously described [102]. The minimum detectable CORT level was 0.83 ng.mL^{-1} , and the intra- and inter-assay coefficients of variation were 7.07% and 9.99% respectively. All laboratory analyses were performed at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC).

Data analysis

All statistical analyses were performed in R 3.1.0 [103]. First, we fitted general linear models (GLMs; normal errors and identity link function) to test whether body size and condition differed between capture sites (response variables: tarsus length, wing length, body mass, SMI, fat score or muscle score). We used "site" (four-level factor from least to most urbanized: CEBC, Villefollet, Niort and La Rochelle) as explanatory variable, and included "age" (two-level factor: adult and juvenile; except for SMI where adults and juveniles were analyzed separately) and "sex" (two-level factor: male and female), as covariates. Each full model also included all 2-way interactions. For body mass and SMI analyses, we also included "time" of day as a covariate. Second, we fitted GLMs with normal errors and identity link function to determine whether physiological parameters differed between capture sites (response variable: baseline CORT, stress-induced CORT or hematocrit levels). Each full model included site, age, sex, and time of day (and a squared term: "time²" for the CORT models) and all 2-way interactions between site, age and sex. Baseline and stress-induced CORT levels were \log_{10} -transformed to ensure the normality of model residuals, but we present non-transformed values to facilitate interpretation. We did not include the "capture date" in the analyses because this variable differed

Table 3. Minimum adequate models when investigating the influence of capture site on several morphological parameters.

Dependent variable	Independent variable	df	F	p-value
A) Tarsus length	Site	3,105	10.800	< 0.001
	Age	1,105	17.846	< 0.001
B) Wing length	Sex	1,106	51.086	< 0.001
	Age	1,106	69.511	< 0.001
	Sex × Age	1,106	8.887	0.004
C) Body mass	Site	3,105	15.133	< 0.001
	Age	1,105	59.771	< 0.001
D) Fat score	Site	3,102	1.2715	0.288
	Age	1,102	4.282	0.041
	Site × Age	3,102	2.816	0.043
E) Muscle score	Site	3,103	4.615	0.005
	Sex	1,103	13.321	< 0.001
	Age	1,103	0.425	0.516
	Sex × Age	1,103	8.150	0.005

Models were selected by using a stepwise approach starting from the full models (including site, age, sex, and interactions) and removing independent variables with $P > 0.10$.

doi:10.1371/journal.pone.0135685.t003

highly between age classes and including age and capture date in the same models could lead to biased results (i.e. multicollinearity; [104]). Importantly, capture dates did not differ between sites (ANOVA, all $p > 0.103$, see above for details).

We performed all our model selection using a stepwise approach starting from the full model including all the independent variables and interactions. We used likelihood ratio test and removed non-significant factors and covariates one at a time until we reached the most parsimonious model. Tukey's HSD (Honest Significant Difference) post-hoc tests were used to conduct pairwise comparisons between capture sites. All models were checked for assumptions of equal variances and normality of residuals.

Results

Body size and condition

Both tarsus and wing lengths were significantly longer in adults than in juveniles (Table 3A and 3B, Fig 1A), and wing length was also significantly longer in males than in females, for adults only (Table 3B). Body mass also differed between age classes (Table 3C, Fig 1B), with adults being significantly heavier than juveniles. Wing length was not affected by the capture site (GLM: $F_{3,101} = 0.860$, $p = 0.465$), and the "site × sex" ($F_{3,97} = 0.931$, $p = 0.429$) or "site × age" ($F_{3,100} = 2.140$, $p = 0.100$) interactions. However, tarsus length and body mass significantly differed between sites (Table 3A and 3C), with sparrows from urban sites (Niort and La Rochelle) being generally smaller and lighter than rural ones (CEBC and Villefollet). Specifically, for all significant pairwise comparisons between sites, sparrows captured in more urbanized sites had smaller tarsus and weighed less than those captured in less urbanized sites (Fig 1A and 1B). Moreover, the "site × age" and "site × sex" interactions were not significant, suggesting that the influence of capture site on tarsus length and body mass did not significantly differ between adults and juveniles (tarsus: $F_{3,98} = 0.746$, $p = 0.526$; body mass: $F_{3,97} = 0.756$, $p = 0.522$) or males and females (tarsus: $F_{3,101} = 0.908$, $p = 0.440$; body mass: $F_{3,100} = 1.464$, $p = 0.229$).

The SMI did not significantly differ between sites for both adults (GLM: $F_{3,63} = 0.237$, $p = 0.870$, Fig 2A) and juveniles (GLM: $F_{3,37} = 0.624$, $p = 0.604$, Fig 2B). Moreover, the SMI was not affected by sex or time of day (all $p > 0.307$ for both age classes).

Adults had significantly lower fat score than juveniles (Table 3D) and higher muscle score than juveniles in males but not in females (Table 3E). There was an effect of the “site \times age” interaction on fat score (Table 3D). Specifically, fat score significantly differed between sites in juveniles only, with sparrows captured in the less urbanized site (CEBC) having lower fat score than those captured in the two urban sites (Niort and La Rochelle, Fig 3A). Juveniles captured in Villefollet (rural) also had lower fat scores than those captured in Niort and La Rochelle (urban) but the differences were marginally significant (Tukey’s HSD test: Villefollet vs. Niort: $p = 0.067$; Villefollet vs. La Rochelle, $p = 0.103$). Finally, the site of capture had a significant effect on muscle score (Table 3E), but the observed differences were independent of urbanization: sparrows captured in Niort had lower muscle score than sparrows captured in the three other sites (Fig 3B).

Physiological parameters

Baseline CORT levels did not significantly differ between capture sites ($F_{3,103} = 0.273$, $p = 0.845$, Fig 4A) and were not affected by sex ($F_{1,102} = 0.378$, $p = 0.540$), and the “site \times sex” ($F_{3,98} = 0.293$, $p = 0.831$) or “site \times age” ($F_{3,95} = 0.153$, $p = 0.927$) interactions. However, baseline CORT levels were significantly lower in juveniles than in adults (Table 4A, Fig 4A).

Site, age, and sex had a significant effect on stress-induced CORT levels (Table 4B). Stress-induced CORT levels were significantly lower in juveniles than in adults (Fig 4B), and lower in males than in females. Stress-induced CORT levels also significantly differed between capture sites (Table 4B), but the observed differences were not related to urbanization (Fig 4B). Specifically, stress induced CORT levels were significantly higher in one rural site (CEBC) than in the

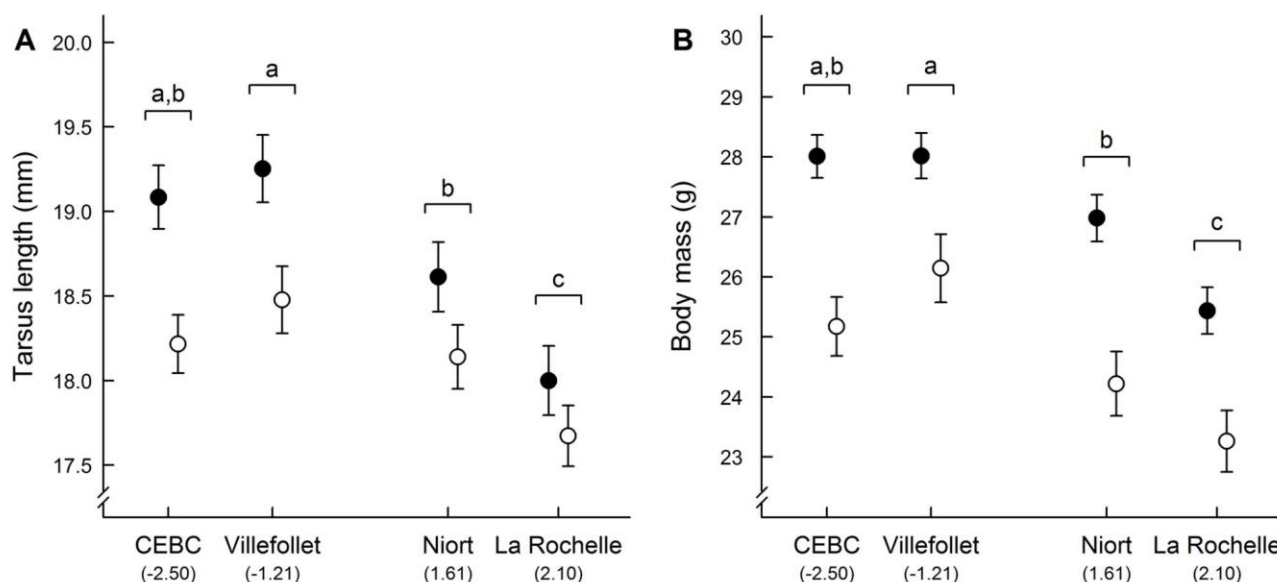


Fig 1. Mean \pm SE (A) tarsus lengths and (B) body mass of sparrows captured in 4 sites with different levels of urbanization. Sites are ordered from least to most urbanized (PC1 values) with two rural (CEBC and Villefollet) and two urban sites. Filled circles represent adults and open circles represent juveniles ($n = 110$, see Table 2 for details). Differing letters indicate statistical difference between sites for both adults and juveniles (Tukey’s HSD test).

doi:10.1371/journal.pone.0135685.g001

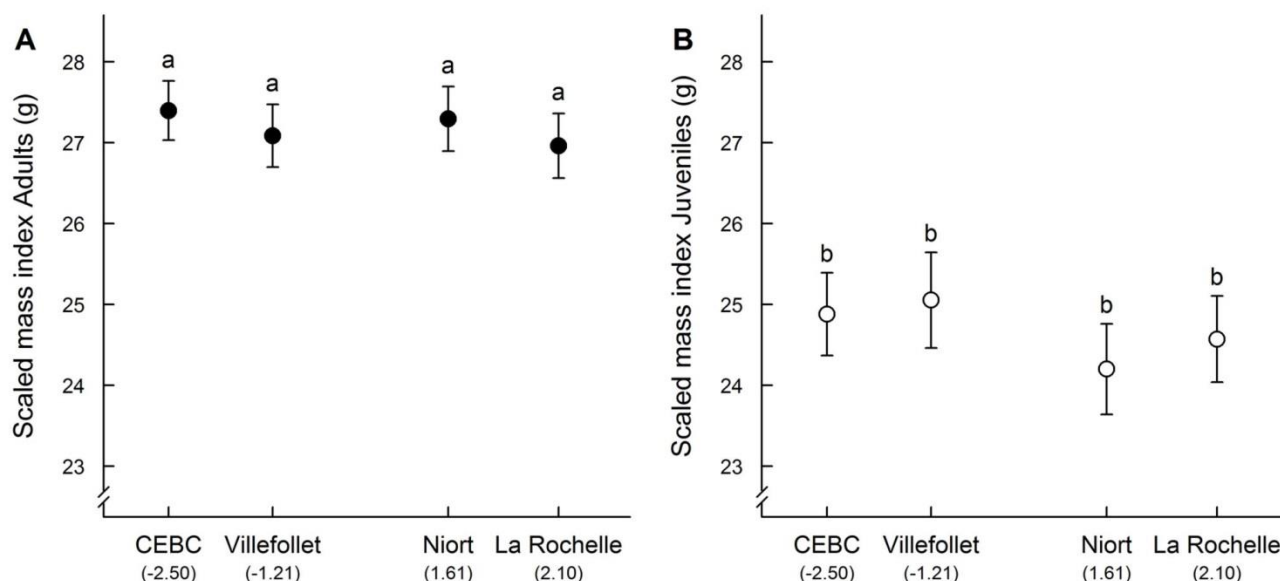


Fig 2. Mean \pm SE scaled mass index values of (A) adult and (B) juvenile sparrows captured in 4 sites with different levels of urbanization. Sites are ordered from least to most urbanized (PC1 values) with two rural (CEBC and Villefollet) and two urban sites. Filled circles represent adults and open circles represent juveniles ($n = 110$, see Table 2 for details). The SMI did not significantly differ between sites as indicated by the similar letters (Tukey's HSD test).

doi:10.1371/journal.pone.0135685.g002

other rural site (Villefollet) and one urban site (Niort) and were significantly different between the two urban sites (lower in Niort than in La Rochelle; Fig 4B). Moreover, the “site \times age” and “site \times sex” interactions were not significant, suggesting that the influence of capture site on

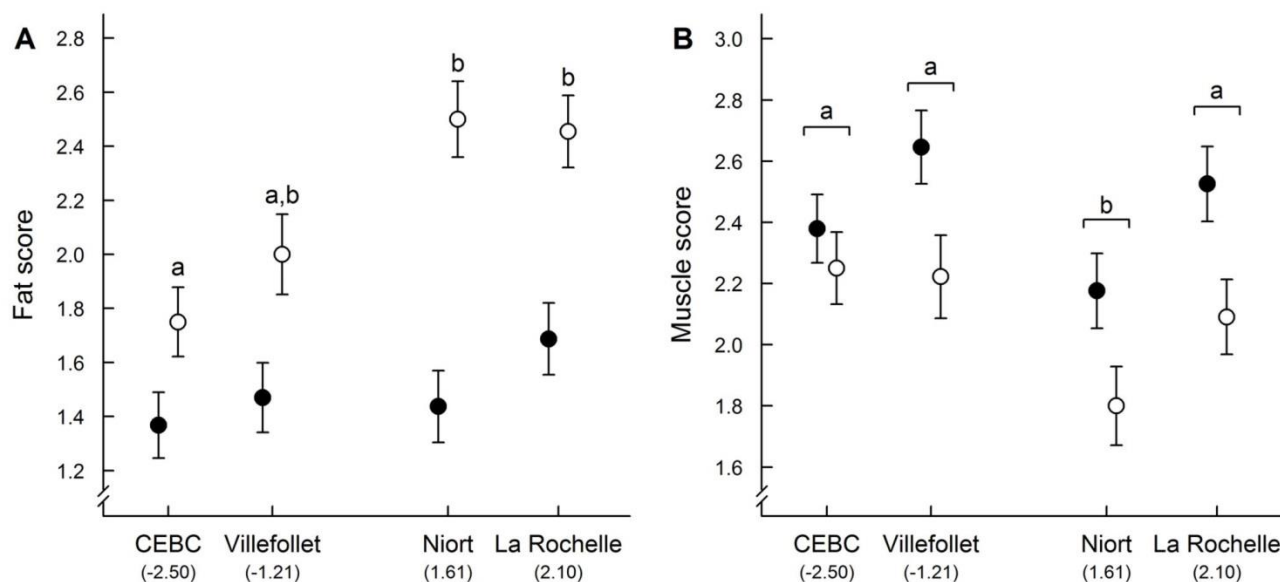


Fig 3. Mean \pm SE (A) fat and (B) muscle scores of sparrows captured in 4 sites with different levels of urbanization. Sites are ordered from least to most urbanized (PC1 values) with two rural (CEBC and Villefollet) and two urban sites. Filled circles represent adults and open circles represent juveniles ($n = 110$, see Table 2 for details). Differing letters indicate statistical difference between sites for juveniles only (A) or for both adults and juveniles (B) (Tukey's HSD test).

doi:10.1371/journal.pone.0135685.g003

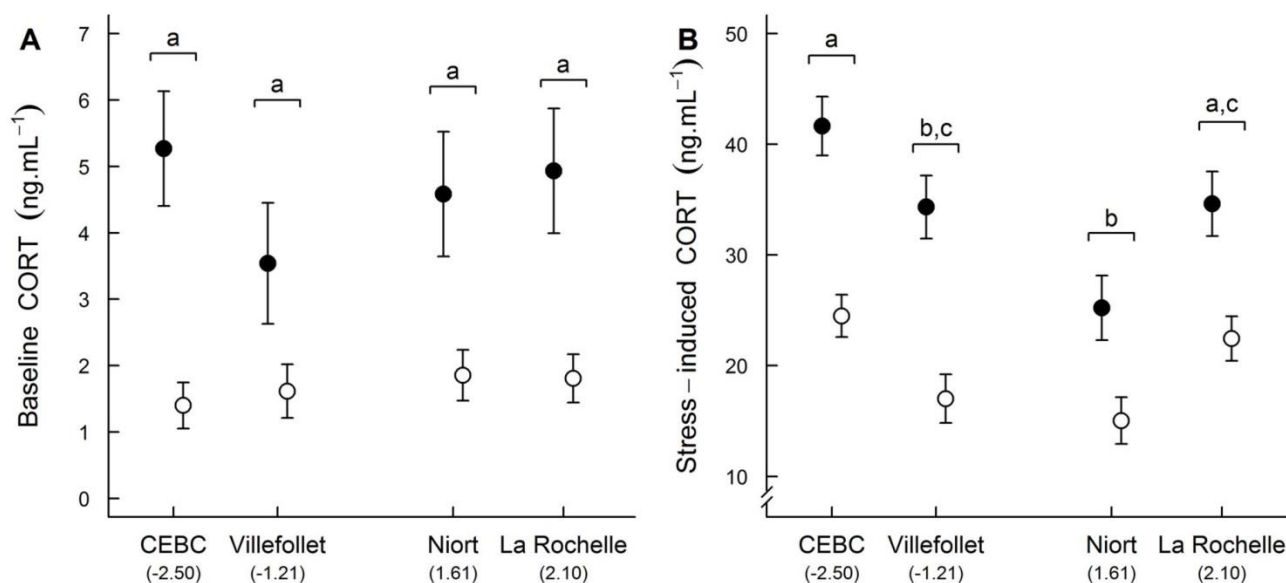


Fig 4. Mean \pm SE (A) baseline and (B) stress-induced CORT levels of sparrows captured in 4 sites with different levels of urbanization. Sites are ordered from least to most urbanized (PC1 values) with two rural (CEBC and Villefollet) and two urban sites. Filled circles represent adults and open circles represent juveniles ($n = 110$, see Table 2 for details). Differing letters indicate statistical difference between sites for both adults and juveniles (Tukey's HSD test).

doi:10.1371/journal.pone.0135685.g004

stress-induced CORT levels did not significantly differ between adults and juveniles ($F_{3,95} = 0.440$, $p = 0.725$) or males and females ($F_{3,98} = 0.631$, $p = 0.597$).

Hematocrit levels did not significantly differ between capture sites ($F_{3,104} = 1.010$, $p = 0.391$) and were not affected by sex ($F_{1,103} = 0.008$, $p = 0.928$) and the "site \times sex" ($F_{3,100} = 1.146$, $p = 0.800$) or "site \times age" ($F_{3,97} = 0.461$, $p = 0.710$) interactions. However, hematocrit levels significantly differed between age classes (Table 4C), with juveniles having a lower hematocrit than adults.

Discussion

Impact of urbanization on condition

In our study, we did not detect any evidence of an effect of urbanization on the SMI of both adults and juveniles, indicating that body condition of sparrows did not differ between urban

Table 4. Minimum adequate models when investigating the influence of capture site on several physiological parameters.

Dependent variable	Independent variable	df	F	p-value
a) Baseline CORT	Age	1,106	29.482	< 0.001
	Time	1,106	5.193	0.025
	Time ²	1,106	5.661	0.019
b) Stress-induced CORT	Site	3,104	9.393	< 0.001
	Sex	1,104	4.932	0.029
	Age	1,104	59.933	< 0.001
c) Hematocrit	Age	1,108	19.166	< 0.001

Models were selected by using a stepwise approach starting from the full models (including site, age, sex, time, time² and interactions) and removing independent variables with $P > 0.10$.

doi:10.1371/journal.pone.0135685.t004

and rural areas during these two critical stages (early post-fledging and breeding periods). Thus, despite the urban decline of some populations, the house sparrow does not seem to be particularly energetically constrained by the urban environment. Our results complement and are in accordance with another recent study that examined the influence of urbanization on the condition of house sparrows during other stages of the annual cycle in Hungary [53]. On the other hand, these results are not supported by other studies [78,79], which reported that urban sparrows are generally in poorer condition relative to their rural conspecifics. However, the conclusions of these studies were based on a condition index computed using mass-length residuals, a method that have recently been subject to debate [53,99,100]. In addition to the SMI, we also investigated complementary indices of body condition (i.e., fat and muscle scores, wing length, and several physiological indices) that all led to the same conclusion, strongly suggesting that urban sparrows are not suffering from nutritional stress. First, we did not find any consistent differences in fat and muscle scores between urban and rural adult sparrows, suggesting that urban adult sparrows were probably not energetically constrained [49,51]. Second, wing length did not differ between sites, thus, urban sparrows did not appear to face particularly important energetic constraints at the time of feather growth [105]. Third, we did not find any difference in hematocrit levels between urban and rural house sparrows, suggesting that urban sparrows did not suffer from anemia [55,58]. Finally, we did not detect any significant and clear effect of urbanization on baseline or stress-induced CORT levels, suggesting that urban sparrows are not energetically stressed [61–65,70]. Altogether, our results support the conclusion that urban sparrows are unlikely to be energetically constrained by the urban environment or to have adaptively reduced their body mass because of high food predictability in cities (rejecting hypothesis 2 and 3; Table 1).

Although we did not find any evidence suggesting that the urban nutritional environment affects house sparrows' body condition, studies conducted on other species have reported that urban individuals are in poorer (e.g., Rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis* [75]), similar (e.g., House Finch, *Haemorhous mexicanus* [87]) or better (e.g., Northern mockingbird, *Mimus polyglottos* [77]) condition compared to their rural conspecifics. These discrepancies highlight the contrasting abilities of different species to cope with the specific characteristics of urban environments. "Urban exploiter" species are expected to be in good body condition, as they might be better able to exploit urban food resources. However, in the present study, the house sparrow does not seem to benefit to a large extent from living in cities (rejecting hypothesis 1; Table 1), as urban sparrows were not in better condition relative to rural ones, and this idea is further supported by the recent decline of this species in European urban areas [91,92,106].

Impact of urbanization on morphology

Although our study supports the idea that adult and juvenile house sparrows do not suffer from urbanization in term of body condition, we found large and significant differences in tarsus length along the urbanization gradient. Specifically, urban sparrows were smaller than their rural conspecifics and this finding is supported by other studies on house sparrow populations [53,78,79], and other bird species (e.g., [107]). However, a recent study investigating the effect of urbanization on avian morphology using paired urban and rural populations of European blackbirds (*Turdus merula*) along a latitudinal gradient, reported inconsistent (i.e., locality-dependent) difference between urban and rural populations [108]. In our study, sparrows captured in more urbanized sites had consistently smaller tarsi and weighed less than those captured in less urbanized sites. However, for one pairwise comparison there was a tendency for similar tarsus length between one urban and one rural site (NIORT vs. CEBC, see Fig 1),

mostly because of the small size of juveniles captured at the CEBC. Here, it is important to acknowledge that our sample size was moderate for juveniles (42 juveniles), which could have limited our ability to detect an effect of urbanization and could explain the lack of difference between the two sites. However, this could also suggest that despite a strong effect of urbanization on sparrows' morphology, this effect can be reduced or accentuated because of local specific characteristics of each site. Our results also highlight the importance of investigating more than one urban and one rural population to fully assess the influence of urbanization on wild vertebrates.

Interestingly, tarsus lengths differed among our studied populations, while wing lengths were similar. In house sparrows, the tarsus is almost fully grown at fledging, whereas wing length is mainly determined by the length of primary feathers that are replaced every year (post-nuptial molt) and a few weeks after fledging (the post-fledging molt) [96]. Thus, the smaller tarsi of urban birds probably results from energetic constraints on developing nestlings or fledglings. Several hypotheses could explain the production of smaller individuals in cities. First, it may arise from parents' reproductive decisions (e.g., trade-offs between clutch size and nestlings' body condition; [26]), but this seems unlikely in house sparrows because clutch sizes (a proxy for parental investment) have been shown to be similar in urban and rural habitats [109]. Second, the urban environment could constrain nestling development through, for example, a direct effect of low quality, low quantity, or contaminated food on growth [93,110], but also through a potential indirect effect of urban noise on the parental provisioning of the brood [111]. Finally, the smaller body size of urban birds may also result from adaptive divergences between urban and rural populations. For instance, differences in predator regime (e.g., strong predation in cities; [78,112]), micro-climate (e.g., urban heat island effect and Bergman's rule; [108,113]) and/or migration tendencies (e.g., reduced migratory tendencies in cities and Seebohm's rule; [108,114]) may favor individuals of smaller body size in urban environments. However, most of these hypotheses seem unlikely in house sparrows as we did not find evidence for smaller wing length in urban individuals, and further investigations would be needed to assess differences in predation pressure between urban and rural sites.

In addition to the smaller size of urban sparrows, we found significant differences in juvenile fat scores between capture sites, with urban juveniles having, surprisingly, higher fat scores than rural ones. These results could suggest that food types provided to nestlings and juveniles highly differed between urban and rural habitats. The difference in body reserves between urban and rural juveniles could thus indicate that urban sparrows might not feed their nestlings and young fledglings with arthropod prey only (i.e., the main component of nestling sparrows' diet; [96]) because this type of food is less available in the urban environment [115]. Instead, they may incorporate fatter and highly accessible human-provided food in their diets [39,93,116]. Because such food could be inadequate or of insufficient quality (e.g., lower protein or calcium content) to satisfy all nestlings' nutritional requirements, this may have negatively affected their growth and development [27,39,116]. Accordingly, Seress et al. (2012) reported that suburban house sparrows produce smaller fledglings than their rural conspecific in Central Europe [93]. Moreover, the results from their common garden and cross-fostering experiments support the idea that these differences result from different nestling diets in urban and rural habitats [93]. Altogether, our results and these studies suggest that urban house sparrows are constrained by their environment during their developmental phase at a large European scale (supporting hypothesis 2 during development only, Table 1).

Urban environments differ highly from natural habitats [3,8], and most of urban-associated factors are likely to affect several traits, such as morphology, in wild vertebrates. For instance, habitat structure, pollution levels, and climate can influence urban arthropod communities [115,117], as well as, human presence contributes to anthropogenic provision of food resources

in cities [39–41]. As a result, divergences in diets, and associated developmental and morphological consequences, are likely to arise as a result of urbanization. Because conditions experienced during development influence phenotypic development and can shape individual life histories [52,118], the smaller body size in urban populations may have important consequences for fitness, and ultimately for populations viability. A smaller body size is often related to poorer developmental conditions and to poorer performance (survival and reproductive success) later in life [52,107,119,120]. The concomitant smaller size and decline of urban house sparrow populations in Europe supports this hypothesis. However, a smaller body size can also be adaptive under some circumstances if it allows an individual to better perform in its environment (reviewed in [121]). Since contradictory hypotheses can explain the smaller size of urban individuals, further investigations are needed to better assess whether smaller structural size in urban populations might be adaptive or might lead to important fitness costs.

Impact of urbanization on stress physiology

We did not detect any evidence of an effect of urbanization on stress physiology, suggesting therefore that urban sparrows do not experience intense nutritional stress relative to rural sparrows. However, we found significant and large differences in the stress response between sites independently of the degree of urbanization, suggesting that the relationship between stress physiology and urbanization is complex and inconsistent. Accordingly, to date, no general and clear patterns have been revealed regarding the stress physiology of urban birds (reviewed in [16]). Studies have reported positive, negative and mainly null relationships between urbanization and stress-induced CORT levels (e.g., see [19,23,53,82,84,88,90]) and the observed effects not only differed among but also within species with differences depending on the sex, the life-history stage, or the year [16].

In addition to the energetic status, numerous intrinsic (e.g., sex, age, quality, reproductive status, species life history; [23,81,122–124]) and/or extrinsic factors (e.g., weather, predation risk, noise, pollution; [125–128]) can influence the CORT stress response and could have masked any general effect of urbanization on stress physiology [129]. Importantly, we found similar patterns of CORT secretion between sites for both breeding adults and juveniles indicating that breeding effort was not a confounding factor in our study [123]. Other studies have investigated the effects of urbanization on other measures of physiological stress (e.g., oxidative stress), and have also reported conflicting patterns (e.g. see [86,87]). Altogether, these studies highlight the importance of investigating multiple physiological components (e.g., oxidative stress, CORT stress response, parasite infection, carotenoid levels; [19,22,23,53,86,87,89,130]). Overall, the relationship between urbanization and avian stress physiology appears complex and the observed differences between sites are likely due to site-specific characteristics (e.g., parasites, pollution, predation) that may outweigh a potential effect of urbanization on these physiological components.

Conclusions

We found no evidence of an effect of urbanization on the condition of house sparrows during two energy-demanding stages (early post-fledging and breeding periods). By using an integrative multi-component approach, incorporating morphological, structural and physiological measures from both breeding adults and juveniles from four different sites, we also demonstrated that adult urban sparrows are not energetically constrained by the urban environment. Conversely, our results strongly suggest that the urban nutritional environment is inadequate or of insufficient quality to satisfy all nutritional requirements of developing sparrows, and therefore, that the urban environments are likely to energetically constrain free-living birds

during their developmental phase only. However, the long-term consequences of growing in an urban environment remain unclear and future studies should explore these questions by comparing urban and rural populations [22,54]. More generally, the study of the consequences of urban life on wildlife may benefit from adopting experimental approaches (e.g., see [19,93,111,116,126]) to disentangle the relative importance of confounding factors (e.g., food quality versus predictability and/or quantity, urban noise, pollution, predation) on performances. These experimental studies will also help ecologists to assess the mechanisms underlying organismal responses to urbanization. Finally, they will also provide unequivocal evidence to explain the recent population trends—positive or negative—of some urban vertebrates.

Supporting Information

S1 Dataset. Supporting data.

(PDF)

Acknowledgments

We are grateful to G. Gouchet, L. Sourisseau and D. Dion for their help in the field, to S. Ruault and C. Trouvé for molecular sexing and hormone assays, and to J.K. Grace for improving the English. We also thank Dr. Claudio Carere and 2 anonymous reviewers for their helpful comments and suggestions.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: AM FA FB. Performed the experiments: AM FA FB. Analyzed the data: AM. Contributed reagents/materials/analysis tools: AM FA FB CP. Wrote the paper: AM FA FB.

References

1. Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*. 1997; 277: 494–499.
2. Marzluff JM. Worldwide urbanization and its effects on birds. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, editors. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Norwell, Massachusetts: Kluwer Academic Publishers; 2001. pp. 19–47.
3. McKinney ML. Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience*. 2002; 52: 883–890.
4. Blair RB. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecol Appl*. 1996; 6: 506–519.
5. Chace JF, Walsh JJ. Urban effects on native avifauna: a review. *Landsc Urban Plan*. 2006; 74: 46–69.
6. Clergeau P, Croci S, Jokimäki J, Kaisanlahti-Jokimäki M-L, Dinetti M. Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biol Conserv*. 2006; 127: 336–344.
7. Gering JC, Blair RB. Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography*. 1999; 22: 532–541.
8. Shochat E, Warren PS, Faeth SH, McIntyre NE, Hope D. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends Ecol Evol*. 2006; 21: 186–191. PMID: [16701084](#)
9. Grimm NB, Faeth SH, Golubiewski NE, Redman CL, Wu J, Bai X, et al. Global change and the ecology of cities. *Science*. 2008; 319: 756–760. doi: [10.1126/science.1150195](#) PMID: [18258902](#)
10. Schlesinger MD, Manley PN, Holyoak M. Distinguishing stressors acting on land bird communities in an urbanizing environment. *Ecology*. 2008; 89: 2302–2314. PMID: [18724740](#)
11. Barber JR, Crooks KR, Fristrup KM. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends Ecol Evol*. 2010; 25: 180–189. doi: [10.1016/j.tree.2009.08.002](#) PMID: [19762112](#)
12. Kempenaers B, Borgstroem P, Loes P, Schlicht E, Valcu M. Artificial Night Lighting Affects Dawn Song, Extra-Pair Siring Success, and Lay Date in Songbirds. *Curr Biol*. 2010; 20: 1735–1739. doi: [10.1016/j.cub.2010.08.028](#) PMID: [20850324](#)

13. Bichet C, Scheiffler R, Cœurdassier M, Julliard R, Sorci G, Loiseau C. Urbanization, trace metal pollution, and malaria prevalence in the house sparrow. *PLoS One*. 2013; 8: e53866. doi: [10.1371/journal.pone.0053866](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053866) PMID: [23342022](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23342022/)
14. Croci S, Butet A, Georges A, Aguejedad R, Clergeau P. Small urban woodlands as biodiversity conservation hot-spot: a multi-taxon approach. *Landsc Ecol*. 2008; 23: 1171–1186.
15. Hamer AJ, McDonnell MJ. The response of herpetofauna to urbanization: inferring patterns of persistence from wildlife databases. *Austral Ecol*. 2010; 35: 568–580.
16. Bonier F. Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Horm Behav*. 2012; 61: 763–772. doi: [10.1016/j.yhbeh.2012.03.016](https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.03.016) PMID: [22507448](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22507448/)
17. Sol D, Lapiedra O, González-Lagos C. Behavioural adjustments for a life in the city. *Anim Behav*. 2013; 85: 1101–1112.
18. Rasner CA, Yeh P, Eggert LS, Hunt KE, Woodruff DS, Price TD. Genetic and morphological evolution following a founder event in the dark-eyed junco, *Junco hyemalis thurberi*. *Mol Ecol*. 2004; 13: 671–681. PMID: [14871370](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14871370/)
19. Partecke J, Schwabl I, Gwinner E. Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology*. 2006; 87: 1945–1952. PMID: [16937632](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16937632/)
20. Møller AP. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behav Ecol Sociobiol*. 2008; 63: 63–75.
21. McCleery RA. Changes in fox squirrel anti-predator behaviors across the urban–rural gradient. *Landsc Ecol*. 2009; 24: 483–493.
22. Møller AP, Erritzøe J, Karadas F. Levels of antioxidants in rural and urban birds and their consequences. *Oecologia*. 2010; 163: 35–45. doi: [10.1007/s00442-009-1525-4](https://doi.org/10.1007/s00442-009-1525-4) PMID: [20012100](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20012100/)
23. Lucas LD, French SS. Stress-induced tradeoffs in a free-living lizard across a variable landscape: consequences for individuals and populations. *PLoS One*. 2012; 7: e49895. doi: [10.1371/journal.pone.0049895](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049895) PMID: [23185478](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23185478/)
24. Møller AP. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia*. 2009; 159: 849–858. doi: [10.1007/s00442-008-1259-8](https://doi.org/10.1007/s00442-008-1259-8) PMID: [19139922](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19139922/)
25. Evans KL, Chamberlain DE, Hatchwell BJ, Gregory RD, Gaston KJ. What makes an urban bird? *Glob Change Biol*. 2011; 17: 32–44.
26. Shochat E. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos*. 2004; 106: 622–626.
27. Chamberlain DE, Cannon AR, Toms MP, Leech DI, Hatchwell BJ, Gaston KJ. Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis*. 2009; 151: 1–18.
28. Wellicome TI, Danielle Todd L, Poulin RG, Holroyd GL, Fisher RJ. Comparing food limitation among three stages of nesting: supplementation experiments with the burrowing owl. *Ecol Evol*. 2013; 3: 2684–2695. doi: [10.1002/ece3.616](https://doi.org/10.1002/ece3.616) PMID: [24567832](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24567832/)
29. Perrig M, Grüebler MU, Keil H, Naef-Daenzer B. Experimental food supplementation affects the physical development, behaviour and survival of Little Owl *Athene noctua* nestlings. *Ibis*. 2014; 156: 755–767.
30. Harrison TJ, Smith JA, Martin GR, Chamberlain DE, Bearhop S, Robb GN, et al. Does food supplementation really enhance productivity of breeding birds? *Oecologia*. 2010; 164: 311–320. doi: [10.1007/s00442-010-1645-x](https://doi.org/10.1007/s00442-010-1645-x) PMID: [20473622](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20473622/)
31. Plummer KE, Bearhop S, Leech DI, Chamberlain DE, Blount JD. Winter food provisioning reduces future breeding performance in a wild bird. *Sci Rep*. 2013; 3: 2002. doi: [10.1038/srep02002](https://doi.org/10.1038/srep02002) PMID: [23788126](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23788126/)
32. Peach WJ, Sheehan DK, Kirby WB. Supplementary feeding of mealworms enhances reproductive success in garden nesting House Sparrows *Passer domesticus*. *Bird Study*. 2014; 61: 378–385.
33. Pravosudov VV, Grubb TC Jr. Energy management in passerine birds during the nonbreeding season: a review. In: Nolan V Jr, Ketterson ED, Thompson CF, editors. *Current Ornithology*. New York: Springer; 1997. pp. 189–234.
34. Cuthill IC, Maddocks SA, Weall CV, Jones EK. Body mass regulation in response to changes in feeding predictability and overnight energy expenditure. *Behav Ecol*. 2000; 11: 189–195.
35. Witter MS, Cuthill IC. The ecological costs of avian fat storage. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. 1993; 340: 73–92.
36. Swanson DL. Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates. In: Thompson CF, editor. *Current Ornithology*. New York: Springer; 2010. pp. 75–129.

37. Brodin A. Theoretical models of adaptive energy management in small wintering birds. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 2007; 362: 1857–1871.
38. Sol D, Santos DM, Garcia J, Cuadrado M. Competition for food in urban pigeons: the cost of being juvenile. *The Condor.* 1998; 100: 298–304.
39. Mennechez G, Clergeau P. Settlement of breeding European starlings in urban areas: importance of lawns vs. anthropogenic wastes. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, editors. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World.* Norwell, Massachusetts: Kluwer Academic Publishers; 2001. pp. 275–287.
40. Prange S, Gehrt SD, Wiggers EP. Influences of anthropogenic resources on raccoon (*Procyon lotor*) movements and spatial distribution. *J Mammal.* 2004; 85: 483–490.
41. Sauter A, Bowman R, Schoech SJ, Pasinelli G. Does optimal foraging theory explain why suburban Florida scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*) feed their young human-provided food? *Behav Ecol Sociobiol.* 2006; 60: 465–474.
42. Green AJ. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecol.* 2001; 82: 1473–1483.
43. Labocha MK, Hayes JP. Morphometric indices of body condition in birds: a review. *J Ornithol.* 2012; 153: 1–22.
44. Kaiser A. A New Multi-Category Classification of Subcutaneous Fat Deposits of Songbirds (Una Nueva Clasificación, con Multi-categorías, para los Depósitos de Grasa en Aves Canoras). *J Field Ornithol.* 1993; 64: 246–255.
45. Brown ME. Assessing body condition in birds. In: Nolan V Jr, Ketterson ED, editors. *Current Ornithology.* New York: Springer; 1996. pp. 67–135.
46. Leloutre C, Gouzerh A, Angelier F. Hard to fly the nest: A study of body condition and plumage quality in house sparrow fledglings. *Curr Zool.* 2014; 60: 449–459.
47. Gosler AG. Environmental and social determinants of winter fat storage in the great tit *Parus major*. *J Anim Ecol.* 1996; 65: 1–17.
48. Krams I, Cirule D, Suraka V, Krama T, Rantala MJ, Ramey G. Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. *Funct Ecol.* 2010; 24: 172–177.
49. Cherel Y, Robin J-P, Heitz A, Calgari C, Le Maho Y. Relationships between lipid availability and protein utilization during prolonged fasting. *J Comp Physiol B.* 1992; 162: 305–313. PMID: 1506487
50. Jenni L, Jenni-Eiermann S. Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *J Avian Biol.* 1998; 29: 521–528.
51. Khalilieh A, McCue MD, Pinshow B. Physiological responses to food deprivation in the house sparrow, a species not adapted to prolonged fasting. *Am J Physiol-Regul Integr Comp Physiol.* 2012; 303: R551–R561. doi: [10.1152/ajpregu.00076.2012](https://doi.org/10.1152/ajpregu.00076.2012) PMID: 22785424
52. Lindström J. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol Evol.* 1999; 14: 343–348. PMID: 10441307
53. Bókony V, Seress G, Nagy S, Lendvai ÁZ, Liker A. Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landsc Urban Plan.* 2012; 104: 75–84.
54. Giraudeau M, McGraw KJ. Physiological correlates of urbanization in a desert songbird. *Integr Comp Biol.* 2014; 54: 622–632. doi: [10.1093/icb/icu024](https://doi.org/10.1093/icb/icu024) PMID: 24812330
55. Fair J, Whitaker S, Pearson B. Sources of variation in haematocrit in birds. *Ibis.* 2007; 149: 535–552.
56. Williams TD, Challenger WO, Christians JK, Evanson M, Love O, Vezina F. What causes the decrease in haematocrit during egg production? *Funct Ecol.* 2004; 18: 330–336.
57. Bowers EK, Hodges CJ, Forsman AM, Vogel LA, Masters BS, Johnson BG, et al. Neonatal body condition, immune responsiveness, and hematocrit predict longevity in a wild bird population. *Ecology.* 2014; 95: 3027–3034. PMID: 25505800
58. Hórák P, Ots I, Murumägi A. Haematological health state indices of reproducing Great Tits: a response to brood size manipulation. *Funct Ecol.* 1998; 12: 750–756.
59. McEwen BS, Wingfield JC. The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm Behav.* 2003; 43: 2–15. PMID: 12614627
60. Landys MM, Ramenofsky M, Wingfield JC. Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *Gen Comp Endocrinol.* 2006; 148: 132–149. PMID: 16624311
61. Cherel Y, Robin J-P, Walch O, Karmann H, Netchitailo P, Le Maho Y. Fasting in king penguin. I. Hormonal and metabolic changes during breeding. *Am J Physiol-Regul Integr Comp Physiol.* 1988; 254: R170–R177.

62. Lynn SE, Breuner CW, Wingfield JC. Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone, and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Horm Behav.* 2003; 43: 150–157. PMID: [12614645](#)
63. Spée M, Beaulieu M, Dervaux A, Chastel O, Le Maho Y, Raclot T. Should I stay or should I go? Hormonal control of nest abandonment in a long-lived bird, the Adélie penguin. *Horm Behav.* 2010; 58: 762–768. doi: [10.1016/j.yhbeh.2010.07.011](#) PMID: [20691185](#)
64. DuRant SE, Hopkins WA, Hepp GR, Romero LM. Energetic constraints and parental care: Is corticosterone indicative of energetic costs of incubation in a precocial bird? *Horm Behav.* 2013; 63: 385–391. doi: [10.1016/j.yhbeh.2012.12.001](#) PMID: [23232333](#)
65. Angelier F, Wingfield JC, Parenteau C, Pellé M, Chastel O. Does short-term fasting lead to stressed-out parents? A study of incubation commitment and the hormonal stress responses and recoveries in snow petrels. *Horm Behav.* 2015; 67: 28–37. doi: [10.1016/j.yhbeh.2014.11.009](#) PMID: [25456104](#)
66. Angelier F, Shaffer SA, Trouvé C, Chastel O. Corticosterone and foraging behavior in a pelagic seabird. *Physiol Biochem Zool.* 2007; 80: 283–292. PMID: [17390284](#)
67. Angelier F, Giraudeau M, Chastel O. Are stress hormone levels a good proxy of foraging success? An experiment with king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *J Exp Biol.* 2009; 212: 2824–2829. doi: [10.1242/jeb.027722](#) PMID: [19684217](#)
68. Romero LM, Wikelski M. Corticosterone levels predict survival probabilities of Galapagos marine iguanas during El Nino events. *Proc Natl Acad Sci.* 2001; 98: 7366–7370. PMID: [11416210](#)
69. Kitaysky AS, Wingfield JC, Piatt JF. Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding black-legged kittiwakes. *Funct Ecol.* 1999; 13: 577–584.
70. Kitaysky AS, Kitaikaia EV, Wingfield JC, Piatt JF. Dietary restriction causes chronic elevation of corticosterone and enhances stress response in red-legged kittiwake chicks. *J Comp Physiol B.* 2001; 171: 701–709. PMID: [11765979](#)
71. Breuner CW, Patterson SH, Hahn TP. In search of relationships between the acute adrenocortical response and fitness. *Gen Comp Endocrinol.* 2008; 157: 288–295. doi: [10.1016/j.ygcen.2008.05.017](#) PMID: [18602555](#)
72. Bonier F, Martin PR, Moore IT, Wingfield JC. Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends Ecol Evol.* 2009; 24: 634–642. doi: [10.1016/j.tree.2009.04.013](#) PMID: [19679371](#)
73. Goutte A, Angelier F, Welcker J, Moe B, Clément-Chastel C, Gabrielsen GW, et al. Long-term survival effect of corticosterone manipulation in black-legged kittiwakes. *Gen Comp Endocrinol.* 2010; 167: 246–251. doi: [10.1016/j.ygcen.2010.03.018](#) PMID: [20338171](#)
74. Walker BG, Boersma PD, Wingfield JC. Field endocrinology and conservation biology. *Integr Comp Biol.* 2005; 45: 12–18. doi: [10.1093/icb/45.1.12](#) PMID: [21676739](#)
75. Ruiz G, Rosenmann M, Novoa FF, Sabat P. Hematological parameters and stress index in rufous-collared sparrows dwelling in urban environments. *The Condor.* 2002; 104: 162–166.
76. Partecke J, J Van't Hof T, Gwinner E. Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *J Avian Biol.* 2005; 36: 295–305.
77. Fokidis HB, Greiner EC, Deviche P. Interspecific variation in avian blood parasites and haematology associated with urbanization in a desert habitat. *J Avian Biol.* 2008; 39: 300–310.
78. Liker A, Papp Z, Bókony V, Lendvai AZ. Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *J Anim Ecol.* 2008; 77: 789–795. doi: [10.1111/j.1365-2656.2008.01402.x](#) PMID: [18479344](#)
79. Bókony V, Kulcsár A, Liker A. Does urbanization select for weak competitors in house sparrows? *Oikos.* 2010; 119: 437–444.
80. Chávez-Zichinelli CA, Macgregor-Fors I, Quesada J, Talamás Rohana P, Romano MC, Valdéz R, et al. How Stressed are Birds in an Urbanizing Landscape? Relationships Between the Physiology of Birds and Three Levels of Habitat Alteration: ¿Qué Tan Estresadas Están las Aves en un Paisaje Urbanizado? Relaciones Entre la Fisiología de las Aves y Tres Niveles de Alteración de Hábitat. *The Condor.* 2013; 115: 84–92.
81. Bonier F, Martin PR, Sheldon KS, Jensen JP, Foltz SL, Wingfield JC. Sex-specific consequences of life in the city. *Behav Ecol.* 2007; 18: 121–129.
82. Schoech SJ, Bowman R, Bridge ES, Boughton RK. Baseline and acute levels of corticosterone in Florida Scrub-Jays (*Aphelocoma coerulescens*): Effects of food supplementation, suburban habitat, and year. *Gen Comp Endocrinol.* 2007; 154: 150–160. PMID: [17624348](#)
83. French SS, Fokidis HB, Moore MC. Variation in stress and innate immunity in the tree lizard (*Urosaurus ornatus*) across an urban–rural gradient. *J Comp Physiol B.* 2008; 178: 997–1005. doi: [10.1007/s00360-008-0290-8](#) PMID: [18594834](#)

84. Fokidis HB, Orchinik M, Deviche P. Corticosterone and corticosteroid binding globulin in birds: relation to urbanization in a desert city. *Gen Comp Endocrinol*. 2009; 160: 259–270. doi: [10.1016/j.ygcen.2008.12.005](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2008.12.005) PMID: [19116155](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19116155/)
85. Zhang S, Lei F, Liu S, Li D, Chen C, Wang P. Variation in baseline corticosterone levels of Tree Sparrow (*Passer montanus*) populations along an urban gradient in Beijing, China. *J Ornithol*. 2011; 152: 801–806.
86. Costantini D, Greives TJ, Hau M, Partecke J. Does urban life change blood oxidative status in birds? *J Exp Biol*. 2014; 217: 2994–2997. doi: [10.1242/jeb.106450](https://doi.org/10.1242/jeb.106450) PMID: [24948638](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24948638/)
87. Giraudeau M, Mousel M, Earl S, McGraw K. Parasites in the city: degree of urbanization predicts pox-virus and coccidian infections in house finches (*Haemorhous mexicanus*). *PLoS One*. 2014; 9: e86747. doi: [10.1371/journal.pone.0086747](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086747) PMID: [24503816](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24503816/)
88. Grunst ML, Rotenberry JT, Grunst AS. Variation in adrenocortical stress physiology and condition metrics within a heterogeneous urban environment in the song sparrow *Melospiza melodia*. *J Avian Biol*. 2014; 45: 574–583.
89. Herrera-Dueñas A, Pineda J, Antonio MT, Aguirre JL. Oxidative stress of House Sparrow as bioindicator of urban pollution. *Ecol Indic*. 2014; 42: 6–9.
90. Foltz SL, Davis JE, Battle KE, Greene VW, Laing BT, Rock RP, et al. Across time and space: Effects of urbanization on corticosterone and body condition vary over multiple years in song sparrows (*Melospiza melodia*). *J Exp Zool Part Ecol Genet Physiol*. 2015; 323: 109–120.
91. De Laet J, Summers-Smith JD. The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review. *J Ornithol*. 2007; 148: 275–278.
92. Shaw LM, Chamberlain D, Evans M. The House Sparrow *Passer domesticus* in urban areas: reviewing a possible link between post-decline distribution and human socioeconomic status. *J Ornithol*. 2008; 149: 293–299.
93. Seress G, Bókonyi V, Pipoly I, Szép T, Nagy K, Liker A. Urbanization, nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population. *J Avian Biol*. 2012; 43: 403–414.
94. Chavez-Zichinelli CA, MacGregor-Fors I, Talamas Rohana P, Valdez R, Romano MC, Schondube JE. Stress responses of the House Sparrow (*Passer domesticus*) to different urban land uses. *Landsc Urban Plan*. 2010; 98: 183–189.
95. Angelier F, Tonra CM, Holberton RL, Marra PP. How to capture wild passerine species to study baseline corticosterone levels. *J Ornithol*. 2010; 151: 415–422.
96. Anderson TR. *Biology of the ubiquitous house sparrow, From Genes to Populations*. Oxford: Oxford University Press; 2006.
97. Romero LM, Reed JM. Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. 2005; 140: 73–79. PMID: [15664315](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15664315/)
98. Wingfield JC, Davey KG, Peter RE, Tobe SS. *Modulation of the adrenocortical response to stress in birds. Perspectives in Comparative Endocrinology*. Canada, Ottawa: National Research Council; 1994. pp. 520–528.
99. Peig J, Green AJ. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*. 2009; 118: 1883–1891.
100. Peig J, Green AJ. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Funct Ecol*. 2010; 24: 1323–1332.
101. Fridolfsson A-K, Ellegren H. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J Avian Biol*. 1999; 30: 116–121.
102. Lormée H, Jouventin P, Trouve C, Chastel O. Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis*. 2003; 145: 212–219.
103. R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Internet]. R Foundation for Statistical Computing; 2014. Available: <http://www.R-project.org/>.
104. Graham MH. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*. 2003; 84: 2809–2815.
105. Pap PL, Vágási CI, Cziráj GÁ, Barta Z. Diet quality affects postnuptial molting and feather quality of the house sparrow (*Passer domesticus*): interaction with humoral immune function? *Can J Zool*. 2008; 86: 834–842.
106. De Coster G, De Laet J, Vangestel C, Adriaensen F, Lens L. Citizen science in action—Evidence for long-term, region-wide House Sparrow declines in Flanders, Belgium. *Landsc Urban Plan*. 2015; 134: 139–146.
107. Richner H. Habitat-specific growth and fitness in carrion crows (*Corvus corone corone*). *J Anim Ecol*. 1989; 58: 427–440.

108. Evans KL, Gaston KJ, Sharp SP, McGowan A, Hatchwell BJ. The effect of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. *Oikos*. 2009; 118: 251–259.
109. Peach WJ, Vincent KE, Fowler JA, Grice PV. Reproductive success of house sparrows along an urban gradient. *Anim Conserv*. 2008; 11: 493–503.
110. Eeva T, Lehikoinen E. Growth and mortality of nestling great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in a heavy metal pollution gradient. *Oecologia*. 1996; 108: 631–639.
111. Meillère A, Brischoux F, Angelier F. Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behav Ecol*. 2015; 26: 569–577.
112. MacLeod R, Barnett P, Clark J, Cresswell W. Mass-dependent predation risk as a mechanism for house sparrow declines? *Biol Lett*. 2006; 2: 43–46. PMID: [17148322](#)
113. Bergman C. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gött Stud*. 1847; 3: 595–708.
114. Seebohm H. *Birds of Siberia*. London: Murray; 1901.
115. McIntyre NE. Ecology of urban arthropods: a review and a call to action. *Ann Entomol Soc Am*. 2000; 93: 825–835.
116. Heiss RS, Clark AB, McGowan KJ. Growth and nutritional state of American crow nestlings vary between urban and rural habitats. *Ecol Appl*. 2009; 19: 829–839. PMID: [19544727](#)
117. Gibb H, Hochuli DF. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biol Conserv*. 2002; 106: 91–100.
118. Monaghan P. Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. 2008; 363: 1635–1645.
119. Brotons L, Broggi J. Influence of morphology on winter residence and recruitment in juvenile coal tits (*Parus ater*) after the post-fledging period. *Ecoscience*. 2003; 10: 273–282.
120. Gebhardt-Henrich S, Richner H. Causes of growth variation and its consequences for fitness. *Oxf Ornithol Ser*. 1998; 8: 324–339.
121. Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends Ecol Evol*. 2011; 26: 285–291. doi: [10.1016/j.tree.2011.03.005](#) PMID: [21470708](#)
122. Heidinger BJ, Nisbet IC, Ketterson ED. Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proc R Soc Lond B*. 2006; 273: 2227–2231.
123. Lendvai ÁZ, Giraudeau M, Chastel O. Reproduction and modulation of the stress response: an experimental test in the house sparrow. *Proc R Soc B*. 2007; 274: 391–397. PMID: [17164203](#)
124. Angelier F, Wingfield JC, Weimerskirch H, Chastel O. Hormonal correlates of individual quality in a long-lived bird: a test of the “corticosterone–fitness hypothesis.” *Biol Lett*. 2010; 6: 846–849. doi: [10.1098/rsbl.2010.0376](#) PMID: [20573614](#)
125. Romero LM, Reed JM, Wingfield JC. Effects of weather on corticosterone responses in wild free-living passerine birds. *Gen Comp Endocrinol*. 2000; 118: 113–122. PMID: [10753573](#)
126. Crino OL, Johnson EE, Blickley JL, Patricelli GL, Breuner CW. Effects of experimentally elevated traffic noise on nestling white-crowned sparrow stress physiology, immune function and life history. *J Exp Biol*. 2013; 216: 2055–2062. doi: [10.1242/jeb.081109](#) PMID: [23430998](#)
127. Tartu S, Angelier F, Herzke D, Moe B, Bech C, Gabrielsen GW, et al. The stress of being contaminated? Adrenocortical function and reproduction in relation to persistent organic pollutants in female black legged kittiwakes. *Sci Total Environ*. 2014; 476–477: 553–560. doi: [10.1016/j.scitotenv.2014.01.060](#) PMID: [24496028](#)
128. Vitousek MN, Jenkins BR, Safran RJ. Stress and success: Individual differences in the glucocorticoid stress response predict behavior and reproductive success under high predation risk. *Horm Behav*. 2014; 66: 812–819. doi: [10.1016/j.yhbeh.2014.11.004](#) PMID: [25461975](#)
129. Dantzer B, Fletcher QE, Boonstra R, Sheriff MJ. Measures of physiological stress: a transparent or opaque window into the status, management and conservation of species? *Conserv Physiol*. 2014; 2: cou023.
130. Evans KL, Gaston KJ, Sharp SP, McGowan A, Simeoni M, Hatchwell BJ. Effects of urbanisation on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos*. 2009; 118: 774–782.

RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES :

Impact de l'urbanisation sur la taille, la condition et la physiologie du stress chez le moineau domestique : à l'échelle nationale

Dans cette partie je présenterais rapidement les résultats préliminaires de l'analyse des données récoltées grâce aux volontaires du réseau de bagueurs du CRBPO. L'objectif principal de cette étude est d'essayer de mieux comprendre l'influence de l'urbanisation sur le moineau de façon globale. Par l'étude d'un grand nombre de populations le long du gradient d'urbanisation, cette approche peut nous permettre de vérifier si les variations phénotypiques observées entre les 4 populations étudiées dans l'**Article 1** se confirment, et si des tendances générales de l'influence de l'urbanisation peuvent être mises en évidence.

À cette échelle, il n'a pas été possible de récolter d'échantillons sanguins, mais les deux rectrices centrales des moineaux capturés ont pu être prélevées. Nous nous sommes donc servis d'autres indicateurs de la condition et des contraintes physiologiques, à savoir : la qualité des plumes (estimée par leur densité et le nombre de barres alaires), l'asymétrie fluctuante des plumes, et les niveaux de corticostérone dans les plumes. Les résultats des niveaux de corticostérone le long du gradient d'urbanisation ne pourront pas être présentés car les dosages sont encore en cours à l'heure actuelle.

Méthodes

Sites d'études

Entre février et août 2014, 599 moineaux domestiques (353 adultes et 246 juvéniles) ont été capturés à l'aide de filets japonais dans 30 sites répartis sur tout le territoire français (**Tableau 1**). Afin de quantifier le degré d'urbanisation de chaque site, nous avons utilisé la méthode développée par Liker et al. (2008), déjà présentée dans l'**Article 1**. À partir de photographies aériennes (GoogleMaps), nous avons extrait 5 variables caractéristiques de l'habitat pour chaque site (**Tableau 1**). Nous avons ensuite réalisé une Analyse en Composante Principales (ACP) sur ces 5 variables. La première composante principale expliquant 92,7 % de la variance totale, nous l'avons utilisé pour calculer le « score d'urbanisation » de chaque site. Cette composante principale était corrélée (1) positivement avec chacune des variables de surfaces artificielles (bâtiments et routes ; coefficients de corrélation $r > 0,934$), et (2) négativement avec les variables de couverture végétale ($r < -0,972$).

Mesure de la condition corporelle

Tous les oiseaux ont été pesés (balances électronique : $\pm 0,1$ g), et la longueur de leur aile pliée (règle : $\pm 0,5$ mm) et de leur tarse (pied à coulisse : $\pm 0,1$ mm) ont été mesurés. La classe d'âge (adulte ou jeune de l'année) et le sexe des adultes ont été déterminés à l'aide de critères morphologiques (Anderson, 2006). Afin d'évaluer la condition des individus, nous avons utilisé le « scaled mass index » (SMI) recommandé par Peig & Green (2009, 2010) et détaillé dans l'**Article 1**. La relation linéaire entre la masse et le tarse étant différente entre les adultes et les juvéniles (Likelihood ratio = 23,49, $p < 0,001$; pente pour les adultes : 1,28 (95% CI : 1,17-1,42) ; pente pour les juvéniles : 1,87 (95% CI : 1,67-2,10), nous avons calculé le SMI séparément pour les deux classes d'âge.

Mesures sur les plumes

Pour chaque individu capturé, les deux rectrices centrales ont été prélevées (à l'exception de 24 individus pour lesquels nous n'avions qu'une seule plume). Ces prélèvements avaient pour but de pouvoir étudier la relation entre le degré d'urbanisation et (1) la qualité et l'asymétrie fluctuante des plumes, et (2) le degré de stress des moineaux (concentration de corticostérone).

Tableau 1 : Caractéristiques des sites d'étude et tailles d'échantillons

Site (Coordonnées : LAT ; LON)	Caractéristiques de l'habitat						Nb d'individus	
	Score moyen de densité de bâtiments	Cellules avec une forte densité de bâtiments	Cellules avec des routes	Score moyen de densité de végétation	Cellules avec une forte densité de végétation	Urbanisation (PC1)	Adultes	Juvéniles
Paris (48,845;2,359)	1,60	74	87	0,65	17	4,30	14	10
Dijon (47,312;5,053)	1,53	54	91	0,72	6	3,94	15	0
Niort (46,313;-0,479)	1,18	24	97	0,82	11	2,88	11	12
Le Mans (47,985;0,198)	1,36	48	77	1,12	24	2,74	10	17
Port-la-Nouvelle (43,022;3,042)	1,07	33	81	0,75	14	2,72	15	10
Gradignan (44,771;-0,621)	1,23	34	87	1,25	36	2,20	9	9
Gap (44,566;6,107)	1,17	36	70	1,14	31	2,05	12	13
Saint-Louis (47,595 ;7,559)	1,18	39	70	1,29	41	1,84	14	0
Oloron-Ste-Marie (43,196;-0,611)	1,11	31	68	1,17	32	1,81	3	11
Dijon - Périurbain (47,299;5,040)	0,97	26	61	1,09	30	1,54	7	0
Saumur (47,247;- 0,080)	0,88	30	66	1,20	37	1,44	14	4
Santes (50,596;2,955)	1,00	24	54	1,36	41	0,98	31	11
Toulouse - Périurbain (43,603;1,380)	0,78	21	46	1,65	65	0,32	6	6
Noyers-sur-Cher (47,279;1,399)	0,66	19	56	1,44	55	-0,06	8	1
Waldighofen (47,554;7,316)	0,76	10	66	1,79	80	-0,30	15	10
Chorges (44,546;6,266)	0,30	8	42	1,71	81	-1,14	10	10
Loché (46,279; 4,768)	0,32	3	51	1,87	87	-1,32	15	0
Rimaucourt (48,250;5,329)	0,40	6	34	1,88	89	-1,53	12	13
Arbourse (47,252;3,233)	0,20	0	55	1,97	97	-1,66	13	15
Raon-aux-Bois (48,059;6,523)	0,43	3	35	1,94	94	-1,68	10	11
Saint-Loup (46,003;-0,628)	0,23	2	45	1,95	96	-1,74	12	15
Lonrai (48,459;0,039)	0,28	2	33	1,90	90	-1,78	12	5
Cantine (43,050;3,055)	0,01	0	14	1,60	69	-1,83	12	0
Rully (48,824;-0,715)	0,15	2	27	1,97	97	-2,17	13	10
Eturquelaye (49,358;0,683)	0,19	2	26	1,98	98	-2,18	9	0
Plouneventer (48,549;-4,230)	0,13	1	26	1,96	97	-2,22	13	14
Rue (50,280;1,693)	0,12	1	24	1,96	96	-2,25	7	3
Saintes-Maries-de-la-Mer (43,490;4,401)	0,12	0	30	2,00	100	-2,26	16	11
Jarjayes (44,514;6,118)	0,09	0	27	1,99	99	-2,32	5	11
Villiers-en-Bois (46,147;-0,426)	0,11	1	23	1,98	98	-2,33	9	15

(1) Qualité et asymétrie fluctuante

Pour chaque plume nous avons :

- Mesuré le diamètre du rachis, la longueur totale de la plume, et la masse : dans nos analyses, nous avons utilisé la masse par unité de longueur ($\mu\text{g}/\text{mm}$) afin d'estimer la densité comme indicateur de la qualité de la plume.
- Compté le nombre de « barres alaires » : barres translucides correspondant à des zones plus fragiles de la plume. Elles sont le résultat de conditions environnementales défavorables pendant la formation de la plume (Møller et al., 2009).

De plus, pour les 575 individus pour lesquels nous disposions des deux rectrices centrales, nous avons pu mesurer le degré d'asymétrie (asymétrie fluctuante : FA ; Palmer & Strobeck, 1986) de la densité entre les deux rectrices d'après la formule :

$$FA = \frac{(|R1 - R2|)}{\text{Moyenne}(R1, R2)}$$

Toutes les mesures ont été réalisées par la même personne.

(2) Concentrations de corticostérone dans les plumes

Les dosages sont en cours à l'heure actuelle.

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées sous R (version 3.1.0; R Core Team, 2014). Nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes (LMMs) avec le site de capture en facteur à effets aléatoires afin de tenir compte du fait que les individus capturés dans un même site ne sont pas indépendants. Nous avons ainsi analysé l'influence du degré d'urbanisation, de l'âge (adulte ou juvénile) et de leur interaction sur :

- La taille (longueurs d'aile et de tarse) et la condition (SMI) des individus
- La densité et le nombre de barres alaires des plumes (moyenne des deux rectrices)
- L'asymétrie fluctuante de la densité des plumes

Pour la condition des individus (SMI), les adultes et les juvéniles ont été analysés séparément.

Nous avons également réalisé les analyses en remplaçant la variable « urbanisation » par le facteur « habitat » (urbain ou rural) dans les modèles mixtes, et avons obtenu sensiblement les mêmes résultats.

Résultats

Taille et condition des individus le long du gradient d'urbanisation

Les adultes et les juvéniles diffèrent dans la longueur du tarse, la longueur de l'aile et leur masse (**Tableau 2A,B,C**), les adultes étant plus grands et plus lourds que les juvéniles. Nous n'avons observé aucune relation entre le gradient d'urbanisation et la longueur de l'aile (**Tableau 2B**). En revanche, la longueur du tarse et la masse des individus sont tous les deux corrélés significativement au degré d'urbanisation (**Tableau 2A,C**), la longueur du tarse et la masse diminuant le long du gradient d'urbanisation. En général, les moineaux urbains sont donc plus petits (**Figure 1**) et plus légers que les moineaux ruraux. De plus, le fait que les interactions entre l'âge et l'urbanisation ne soient pas significatives pour les deux variables ($p > 0,683$), nous indique que l'influence de l'urbanisation sur la longueur du tarse et la masse ne diffère pas entre les deux classes d'âge.

En ce qui concerne la condition, nous n'avons observé aucune relation entre le SMI et le gradient d'urbanisation chez les adultes (LMM : $F_{1,28} = 0,96$, $p = 0,336$) et les juvéniles (LMM : $F_{1,22} = 1,17$, $p = 0,292$), suggérant que les moineaux urbains et les moineaux ruraux ne diffèrent pas dans leur condition corporelle.

Tableau 2 : Résultats des modèles mixtes utilisés pour étudier l'influence de l'urbanisation sur (A) la longueur du tarse, (B) la longueur de l'aile et (C) la masse des moineaux. Variables explicatives : urbanisation, âge et interaction. Variable aléatoire : site de capture. Toutes les interactions étant non significatives ($p > 0,221$), elles ont été retirées des modèles.

Variable dépendante	Variable indépendante	$\beta \pm \text{e.s.}$	df	F	p
A) Tarse	Intercept	$19,25 \pm 0,11$		-	-
	Urbanisation	$-0,19 \pm 0,05$	1,28	14,70	< 0,001
	Age^a	$-0,24 \pm 0,07$	1,568	12,90	< 0,001
B) Aile	Intercept	$77,81 \pm 0,27$		-	-
	Urbanisation	$-0,06 \pm 0,12$	1,28	0,24	0,625
	Age^a	$-3,63 \pm 0,20$	1,568	0,59	< 0,001
C) Masse	Intercept	$27,62 \pm 0,21$		-	-
	Urbanisation	$-0,27 \pm 0,10$	1,28	7,58	0,010
	Age^a	$-2,41 \pm 0,16$	1,568	240,9	< 0,001

Les estimations des paramètres \pm erreur standard sont rapportées et les variables significatives sont indiquées en gras.

^a juvéniles en comparaison des adultes

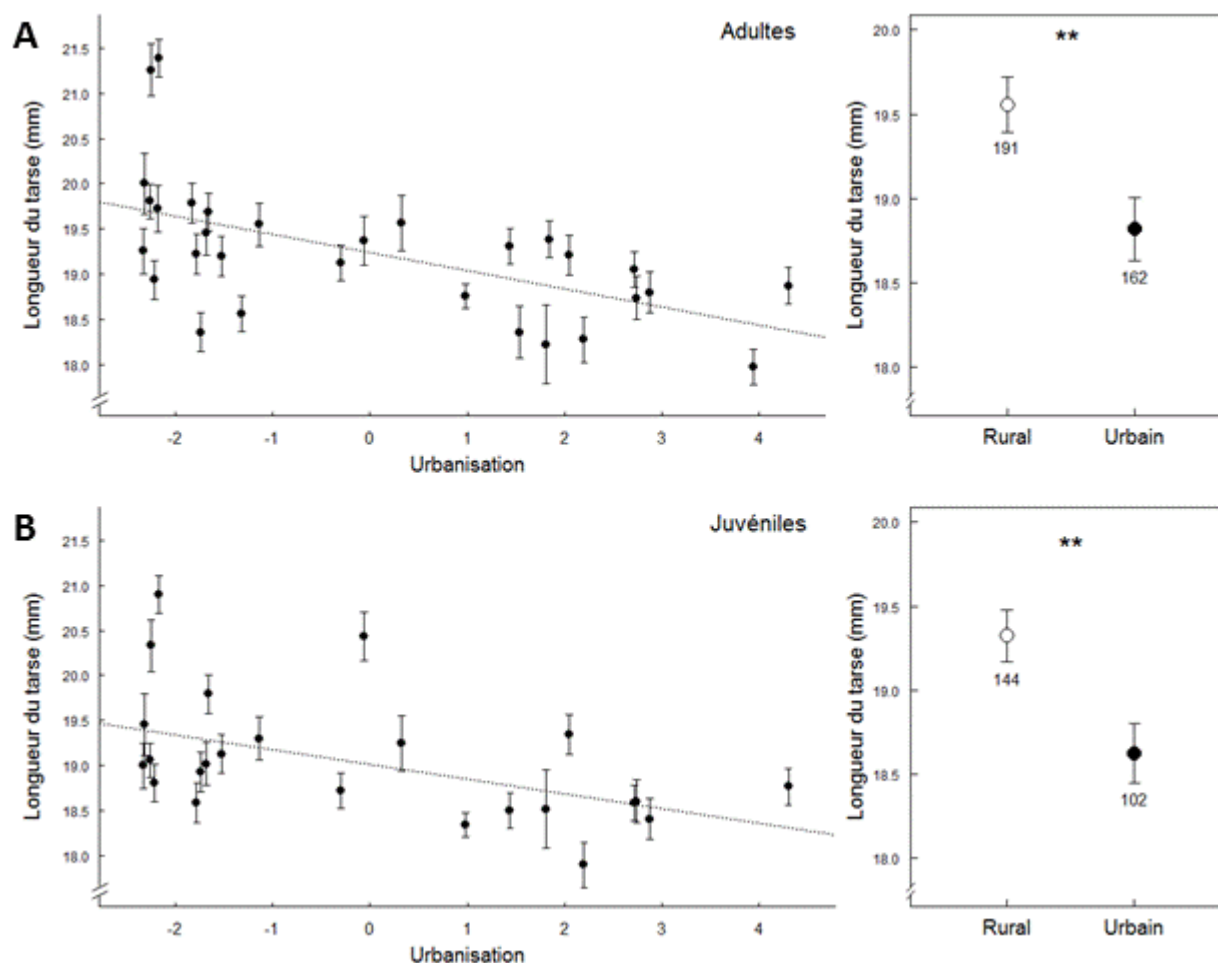


Figure 1 : Influence de l'urbanisation sur la longueur du tarse des moineaux domestiques (A) adultes et (B) juvéniles. Nous avons représenté les résultats des deux types d'analyses : À gauche, relation entre le degré d'urbanisation et la longueur du tarse des moineaux (modèle mixte avec la variable « urbanisation »). À droite, longueur du tarse (moyenne \pm e.s.) des moineaux urbains et ruraux (modèle mixte avec la variable « habitat » : urbain *versus* rural).

Qualité et asymétrie fluctuante des plumes le long du gradient d'urbanisation

La densité des plumes et le nombre de barres alaires diffèrent significativement entre les adultes et les juvéniles (**Tableau 3A,B**), les adultes ayant des plumes plus denses et avec moins de barres alaires que les juvéniles. Dans le cas de la densité des plumes, nous avons obtenu une interaction entre l'âge et l'urbanisation significative, indiquant que la relation entre le degré d'urbanisation et la densité des plumes diffère entre les classes d'âge (**Tableau 3A**). Spécifiquement, alors que nous n'avons observé aucune relation entre la densité des plumes et l'urbanisation chez les adultes (LMM : $\beta \pm \text{s.e.} : 0,07 \pm 0,05$; $F_{1,28} = 1,68$, $p = 0,206$), la densité des plumes est significativement corrélée au degré d'urbanisation chez les juvéniles (LMM : $\beta \pm \text{s.e.} : -0,13 \pm 0,06$; $F_{1,22} = 4,61$, $p = 0,043$), la

densité des plumes diminuant le long du gradient d'urbanisation. En moyenne, les juvéniles urbains ont donc des plumes moins denses que les individus ruraux (**Figure 2**). Nous avons également regardé la relation entre la densité des plumes et la condition (SMI) chez les juvéniles et avons obtenu une corrélation significative (coefficient de corrélation de Pearson : $r = 0,192$; $p = 0,002$). Nous n'avons observé aucune relation entre le gradient d'urbanisation et le nombre de barres alaires ou l'asymétrie fluctuante des plumes (**Table 3B,C**).

Tableau 3 : Résultats des modèles mixtes utilisés pour étudier l'influence de l'urbanisation sur (1) la densité, (B) le nombre de barres alaires, et (C) l'asymétrie fluctuante des plumes. Variables explicatives : urbanisation, âge et interaction. Variable aléatoire : site de capture. Les interactions étant non significatives pour les barres alaires ($p = 0,984$) et l'asymétrie ($p = 0,179$), elles ont été retirées des modèles.

Variable dépendante	Variable indépendante	$\beta \pm \text{e.s.}$	df	F	p
A) Densité	Intercept	$14,45 \pm 0,11$		-	-
	Urbanisation	$0,07 \pm 0,05$	1,28	2,02	0,166
	Age^a	$-3,78 \pm 0,11$	1,567	1278,6	< 0,001
	Urbanisation x Age^a	$-0,20 \pm 0,05$	1,567	16,88	< 0,001
B) Nombre de barres alaires	Intercept	$1,50 \pm 0,11$		-	-
	Urbanisation	$0,07 \pm 0,05$	1,28	2,49	0,126
	Age^a	$1,44 \pm 0,12$	1,568	142,44	< 0,001
C) Asymétrie fluctuante	Intercept	$0,31 \pm 0,02$		-	-
	Urbanisation	$0,01 \pm 0,01$	1,28	2,36	0,136
	Age^a	$0,14 \pm 0,03$	1,544	17,38	< 0,001

Les estimations des paramètres \pm erreur standard sont rapportées et les variables significatives sont indiquées en gras.

^a juvéniles en comparaison des adultes.

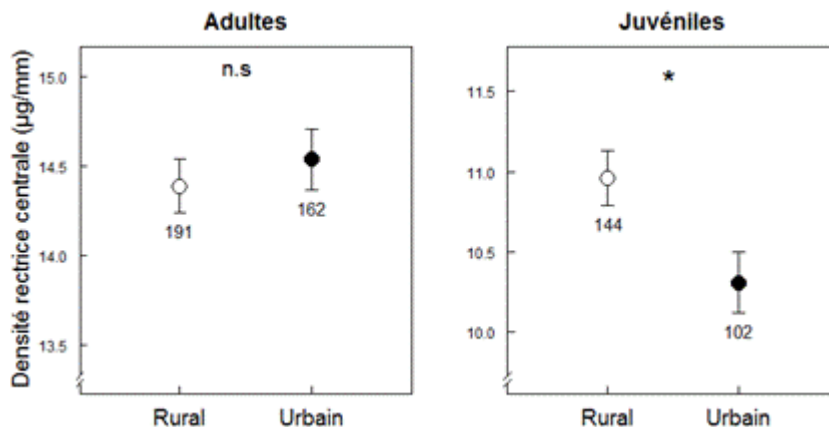


Figure 2 : Différence dans la densité des plumes entre les habitats urbains et ruraux pour les moineaux adultes et juvéniles. Chez les adultes, la densité des rectrices centrales est similaire entre les deux habitats. En revanche, les juvéniles urbains ont des plumes moins denses que leurs conspécifiques ruraux.

Conclusions

À première vue, les résultats préliminaires de l'analyse des données récoltées dans les 30 sites confirment la plupart des résultats obtenus dans l'**Article 1**. En effet, on observe que les individus urbains ont des tarses plus courts et des masses plus faibles que leurs conspécifiques ruraux, mais des longueurs d'ailes similaires. De plus, la condition des individus, comme indiquée par l'indice morphologique (« scaled mass index »), ne varie pas le long du gradient d'urbanisation, suggérant que les individus urbains ne sont pas plus énergétiquement contraints par leur environnement que les individus ruraux. Chez les adultes, ces résultats sont d'ailleurs également confirmés par les autres indicateurs de la condition considérés (qualité et asymétrie des plumes). De façon intéressante, bien qu'ayant des longueurs d'ailes similaires, les juvéniles urbains et ruraux semblent avoir des qualités de plumes différentes. En effet, les juvéniles urbains ont généralement des plumes moins denses que leurs conspécifiques ruraux. Comme les juvéniles capturés dans cette étude n'avaient pas encore effectué leur mue, les plumes prélevées se sont formées alors qu'ils étaient encore au nid, et reflètent donc leur condition pendant la phase de développement. Ces résultats sont donc également en accord avec l'hypothèse selon laquelle les moineaux urbains pourraient être énergétiquement contraints pendant leur développement (**Article 1**). Dans ce cadre, les données des niveaux de corticostérone dans les plumes pourront nous apporter des informations particulièrement intéressantes, puisque :

- dans le cas des juvéniles, elles pourront nous renseigner directement sur les niveaux de stress des individus pendant leur développement.
- dans le cas des adultes, elles nous permettront d'avoir une mesure intégrative des niveaux de corticostérone (par opposition à la mesure ponctuelle des niveaux obtenus avec les prélèvements sanguins), et donc d'y voir peut-être plus clair quant à l'influence de l'urbanisation sur la physiologie du stress des moineaux.

4. NIVEAUX DE STRESS EN LIEN AVEC LA CONTAMINATION PAR LES MÉTAUX LOURDS LE LONG D'UN GRADIENT D'URBANISATION CHEZ LE MERLE NOIR.

ARTICLE 2:

Corticosterone levels in relation to trace element contamination along an urbanization gradient in the Common Blackbird (*Turdus merula*)

En préparation

**Corticosterone levels in relation to trace element contamination
along an urbanization gradient in the Common blackbird (*Turdus
merula*)**

Alizée Meillère^{1,*}, François Brischoux¹, Paco Bustamante², Bruno Michaud¹, Charline
Parenteau¹, Coline Marciau¹, Frédéric Angelier¹

¹ *Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle,
Villiers-en-Bois, France*

² *Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266 CNRS-Université de La Rochelle, La
Rochelle, France*

* corresponding author

E-mail: alizee.meillere@gmail.com (AM)

In preparation for *Science of the Total Environment*

1. Introduction

Anthropogenic activities have continuously released a wide variety of pollutants into the environment (Azimi et al., 2005, 2003; Pacyna and Pacyna, 2001; Van der Gon et al., 2007), and the worldwide contamination of ecosystems has rapidly become of environmental concern (Carson, 1962; Colborn et al., 1993; Mergler et al., 2007; Peakall, 1992). Globally, human-introduced chemical elements or compounds, such as trace elements, hydrocarbons and pesticides, have been reported to have a large range of detrimental effects on wildlife and human health (e.g., neurotoxicity, genotoxicity, immunotoxicity, endocrine disruption, reproductive dysfunction; Colborn et al., 1993; Domingo, 1994; Isaksson, 2010; Rice et al., 2014; Walker, 2003; Wolfe et al., 1998). Due to the constant expanding urbanization and associated industrial processes, trace elements in particular, can be a major environmental issue in urbanized environments (Azimi et al., 2005; Nam and Lee, 2006; Orlowski et al., 2010; Roux and Marra, 2007; Scheifler et al., 2006; Wei and Yang, 2010). Despite their natural origin (Nriagu, 1989), trace elements emissions have been significantly increased by anthropogenic activities (e.g., mining, fossil fuel combustion, waste products of industrial activities; Azimi et al., 2005; Nriagu, 1990; Selin, 2009; Walker et al., 2012). These contaminants are particularly persistent and toxic (especially the non-essential elements such as cadmium (Cd), mercury (Hg), and lead (Pb); Domingo, 1994; Scheuhammer, 1987; Walker et al., 2012; Wolfe et al., 1998), and importantly, they can bio-accumulate in organisms and, for some elements, bio-magnify through the food chains (Alleva et al., 2006; Cristol et al., 2008; Rimmer et al., 2010; Walker et al., 2012). In a rapidly urbanizing world, increased trace element pollution in urban environments may represent a threat for human health and wildlife, and it is therefore imperative to accurately assess exposition levels and potential associated detrimental effects of these pollutants on urban vertebrates.

In that respect, wild animals have increasingly and successfully been used as biomonitors of trace element contamination in the past decades (Alleva et al., 2006; Burger, 1993; Furness, 1993; Kalisińska et al., 2009; Lodenius and Solonen, 2013). Because of their wide distribution and their often high trophic levels, birds have especially been proposed as suitable indicators (Burger, 1993; Furness, 1993), and therefore, the determination of trace element concentrations in various tissues of bird species (e.g., blood, feathers, liver, kidney, muscle, eggs) for biomonitoring purpose has been widely studied (e.g., see Berglund et al., 2011; Bianchi et al., 2008; Burger et al., 2004; Burger and Gochfeld, 1992; Carravieri et al., 2014; Dauwe et al., 2000,

2003; Eens et al., 1999; Frantz et al., 2012; Hoff Brait and Antoniosi Filho, 2011; Jager et al., 1996; Kahle and Becker, 1999; Swaileh and Sansur, 2006). However, to date, most studies assessing the exposure of birds to trace element pollution have focused on heavily contaminated areas (e.g., vicinity of smelters; see Berglund et al., 2011; Coeurdassier et al., 2012; Dauwe et al., 2004, 2000; Janssens et al., 2002) or aquatic ecosystems (e.g., see Burger and Gochfeld, 2004; Carravieri et al., 2014; Furness and Camphuysen, 1997; Hernández et al., 1999; Kalisińska et al., 2004), and comparatively, moderately polluted urban and suburban environments have been overlooked (but see Frantz et al., 2012; Roux and Marra, 2007; Scheifler et al., 2006; Swaileh and Sansur, 2006) despite their ecological importance (Grimm et al., 2008). Importantly, trace element contamination has been associated with reduced breeding performances, reduced survival, and therefore poor individual fitness (Brasso and Cristol, 2008; Goutte et al., 2014; Hallinger et al., 2011; Scheuhammer et al., 2007; Varian-Ramos et al., 2014; Wolfe et al., 1998), even when contamination was far below a lethal threshold. At low or moderate doses, the detrimental effects of trace elements are thought to be primarily mediated by alteration and disruption of central physiological and behavioral mechanisms that govern the seasonal and daily routines of wild vertebrates (Wingfield, 2008). For instance, accumulation of trace elements has been associated with immunosuppression and prevalence of infectious disease (Bichet et al., 2013; Gasparini et al., 2014; Hawley et al., 2009; Snoeijis et al., 2004), altered behavior (Evers et al., 2008; Hallinger et al., 2010; Janssens et al., 2003) and nutritional stress (Eeva et al., 2000, 2003). Trace element contamination can therefore disrupt homeostasis and can represent a stressful challenge for wild vertebrates.

In that respect, measuring glucocorticoid levels is useful and relevant to assess to what extent Trace element contamination might affect wild vertebrates in urban environments. Glucocorticoids are one of the main mediators of allostasis in vertebrates (McEwen and Wingfield, 2010; Romero et al., 2009) and slight increases in circulating CORT levels (CORT, the main avian glucocorticoid) aim at restoring homeostasis when energetic challenges occur (Angelier and Wingfield, 2013; Landys et al., 2006; Romero, 2004). Therefore, elevated CORT levels are classically viewed as a reliable proxy of a high allostatic state, and therefore, of important energetic constraints (Angelier and Wingfield, 2013; McEwen and Wingfield, 2010; Romero et al., 2009). In addition, there is also important evidence, mostly from laboratory studies, that non-essential trace elements (e.g., Cd, Hg and Pb), can act as powerful endocrine

disruptors and result in abnormal or modified circulating hormones levels, even at very low concentrations (Colborn, 2004; Giesy et al., 2003; Ottinger et al., 2005; Tan et al., 2009). The disruption of CORT regulation may preclude individual from restoring homeostasis when environmental challenges occur, and such endocrine disruption could therefore be a major cause of reduced performances in wild vertebrates. However and surprisingly, the relationship between trace element contamination and glucocorticoid levels has rarely been investigated in wild vertebrates, or has been limited to a single contaminant or to elevated doses of contaminants (Franceschini et al., 2009; Heath et al., 2005; Herring et al., 2012; Tartu et al., 2013; Wada et al., 2009).

In this study, we investigated the impact of urbanization on trace element contamination and CORT levels in a wild bird species, the common blackbird (*Turdus merula*). Specifically, we sampled feathers of 44 adult and juvenile blackbirds to concomitantly measure feather trace element concentrations (Burger, 1993) and feather CORT levels (Bortolotti et al., 2008). So far, most studies have focused on large and dense cities (e.g., see Roux and Marra, 2007) while overlooking moderately urbanized cities that represent, however, a large and increasing part of urbanized land cover. Our first goal was therefore to document the contamination of blackbirds by 3 toxic non-essential elements (Cd, Pb and Hg) and 2 essential elements (only high levels can be toxic: Cu and Zn) along an urbanization gradient in Western Europe (France). Because urbanized areas are characterized by anthropogenic activities, we logically predicted that trace element contamination of blackbirds will increase along the urbanization gradient (prediction 1). We also predicted that trace element contamination will remain moderate because of limited anthropogenic activities in medium-sized cities (prediction 2). Our second goal was to test whether trace element contamination is associated with an increased allostatic state (sensu McEwen and Wingfield, 2010), and therefore, with increased CORT levels. If trace element contamination constrains blackbirds, we predicted that trace element levels will be positively correlated with CORT levels (prediction 3). Moreover, trace elements may also act as endocrine disruptors, and may therefore result in abnormal reduced CORT levels (prediction 4) as previously suggested (Wada et al., 2009). By examining simultaneously several trace elements (Cd, Cu, Hg, Pb, and Zn), our study will also emphasize the relative impact of these trace elements on CORT levels in wild blackbirds inhabiting along an urbanization gradient.

2. Materials and Methods

2.1. Study area and sample collection

A total of 44 blackbirds (31 adult males and 13 juveniles) were sampled between January 2013 and August 2014 along an urbanization gradient in the Poitou-Charentes region, Western France. Among them, 32 blackbirds were found dead (from vehicle collisions), collected and then stored at -20°C, while the 12 others were non-destructively captured with mist-nets and released immediately after feather sampling. Among adults, only males were collected or captured. For each individual, a few breast feathers (up to 10-12 feathers for lived individuals) were collected and stored dry in metal-free polyethylene bags until analyses. Birds were aged as juvenile (i.e., first year individual) or adult based on plumage characteristics (Cramp, 1988).

Blackbirds were sampled in location that differs in urbanization rates (i.e., urban and suburban areas, and rural areas surrounded by agricultural areas or forests). For each bird, the geographic coordinates of the site of collection were recorded (**Table 1**). First, blackbirds were classified as “rural” when collected in wildland or rural areas, and as “urban” when collected in suburban or urban areas (following terminology and associated measures described in Marzluff et al., 2001). Second, to more precisely quantify the degree of urbanization of each location, we followed the method described in Bichet et al., (2013), with few modifications. Briefly, we acquired habitat characteristics from the CORINE Land Cover database (CLC2006; for further details see <http://www.eea.europa.eu/publications/COR0-landcover>) using the open source geographic information system QGIS (QGIS 2.4.0; www.qgis.org). Because, mean adult and natal dispersal distances of blackbirds are around 3.3 km (Paradis et al., 1998), we used a circle of 3.5 km radius centered on the sampling location, and extracted the surfaces (km²) of five variables that describe the major habitat characteristics (**Table 1**): (1) urban areas (urban fabric and industrial, commercial and transport units), (2) arable lands, (3) pastures, (4) woodlands, and (5) scrublands. We then calculated the PC1 value from a principal component analysis (PCA) on the 5 variables of land cover (log-transformed) for each location. The PC1 accounted for 67.6 % of the total variance, and correlated positively with urban areas ($r = 0.85$) and negatively with forests ($r = -0.91$) and scrublands ($r = -0.90$). Areas with PC1 value around 0 corresponded to agricultural areas. The PC1 values were thus used as an “urbanization gradient” (**Table 1**).

Table 1: Habitat characteristics of the sampling location and sample sizes. Locations are listed in decreasing order of urbanization (PC1 values from a principal component analysis conducted on the five variables of land cover).

Coordinates	Type	Habitat characteristics (km ²)					Urbanization score (PC1)	Sample size
		Urban areas	Arable lands	Pastures	Woodlands	Scrublands		
46°18'16"N;0°27'56"W	Urban	18.59	11.97	7.16	0.76	0.00	0.890	1
46°18'38"N;0°28'30"W	Urban	20.19	10.01	7.25	1.04	0.00	0.873	9
46°10'09"N;1°07'34"W	Urban	25.14	11.69	0.22	0.50	0.93	0.840	2
46°19'49"N;0°27'43"W	Urban	23.97	10.79	2.67	1.05	0.00	0.807	5
46°17'50"N;0°25'31"W	Urban	12.24	23.06	2.93	0.26	0.00	0.707	1
46°20'22"N;0°28'55"W	Urban	17.35	16.83	2.77	1.53	0.00	0.705	1
46°10'49"N;0°15'49"W	Rural	1.04	30.54	6.90	0.00	0.00	0.427	1
46°08'27"N;0°13'13"W	Rural	1.37	34.95	2.17	0.00	0.00	0.388	1
46°14'16"N;0°24'06"W	Rural	1.82	28.13	7.13	0.65	0.75	0.381	1
46°07'23"N;0°07'54"W	Rural	1.77	34.73	1.85	0.00	0.14	0.280	1
46°07'38"N;0°16'05"W	Rural	0.62	28.91	7.89	0.69	0.37	0.178	2
46°07'16"N;0°20'45"W	Rural	0.72	23.89	3.71	6.78	3.38	-0.261	1
46°02'59"N;0°25'43"W	Rural	0.41	29.25	2.48	5.89	0.45	-0.334	2
46°05'53"N;0°20'43"W	Rural	0.72	26.30	3.04	7.72	0.70	-0.357	2
46°06'37"N;0°20'44"W	Rural	0.86	27.00	4.05	5.72	0.85	-0.490	1
46°05'30"N;0°21'45"W	Rural	0.53	24.26	2.86	9.73	1.11	-0.490	2
46°07'05"N;0°23'03"W	Rural	0.70	12.86	2.52	17.47	4.93	-0.574	1
46°04'00"N;0°24'51"W	Rural	0.41	25.38	2.26	8.00	2.45	-0.740	1
46°08'57"N;0°27'49"W	Rural	0.38	25.23	0.48	7.32	5.06	-0.811	1
46°08'49"N;0°25'32"W	Rural	0.00	10.88	0.00	19.72	7.89	-1.183	5
46°08'55"N;0°24'23"W	Rural	0.00	7.28	0.00	22.61	8.59	-1.234	3

2.2. *Sample preparation and trace elements analyses*

Prior to trace elements analyses, feathers were washed in a chloroform-methanol solution to remove adsorbed external contamination and dirt, and then oven dried (48h, 50°C) to constant dry mass as described in Blévin et al., (2013). For each individual, washed feathers were then pooled and homogenized by crushing them to powder with scissors, and then stored in plastic tubes. For 35 individuals, 2 feathers were kept unwashed for corticosterone analyses (see below for details).

Trace elements were determined in the washed feather samples at the University of La Rochelle (LIENSs), France. First, total Hg concentrations were measured using an Advanced Mercury Analyzer spectrophotometer (Altec AMA 254) on dried feather aliquots (2-4 mg) following Blévin et al., (2013). For each sample, analyses were run 2–3 times until having a relative standard deviation (RSD) <10%. Blanks were analyzed at the beginning of each set of samples. The limit of detection (LoD) of the method was 0.005 $\mu\text{g.g}^{-1}$ dry weight (dw). Measurements quality was assessed using a certified reference material (TORT-2 Lobster Hepatopancreas, National Research Council, Canada: certified Hg concentration: $0.27 \pm 0.06 \mu\text{g.g}^{-1}$ dw). Our measured values were $0.268 \pm 0.018 \mu\text{g.g}^{-1}$ dw ($n = 13$).

Second, other elements (including Cd, Cu, Pb, and Zn) were analyzed using a Varian Vista-Pro ICP-OES and a Thermo Fisher Scientific X Series 2 ICP-MS (following Metian et al., (2008)). Aliquots of the feather samples (weighted to the nearest 0.1mg) were digested in a mixture of 6 ml of 65% HNO_3 (VWR Quality SUPRAPUR) and 2 ml of 30% HCl (VWR Quality SUPRAPUR), except for the samples with a weight below 0.1g (3 ml HNO_3 and 1 ml HCl). Acidic digestion of the samples was carried out overnight at room temperature and then using a Milestone microwave (30 min with constantly increasing temperature up to 120 °C, and then 15 min at this maximal temperature). After digestion, samples were diluted to 50 ml (25 ml for the samples below 0.1g) with ultrapure water. To avoid trace element contamination, all glass and plastic utensils used were soaked in a bath of nitric acid (50mL in 2L) for a minimum of 48h, rinsed in ultrapure water and dried under a laminar hood before use. Accuracy and reproducibility of the preparation were tested by preparing analytical blanks and replicates of Lobster Hepatopancreas (TORT-2) and Dogfish Liver (DOLT-4) certified reference materials (NRC, Canada) along with each set of samples. Results for the certified reference materials were in good agreement with the certified values, and mean recovery rates (TORT-2 and DOLT-4, respectively) were $103 \pm 3 \%$ and $100 \pm 2 \%$ for Cd, $94 \pm 3 \%$ and $98 \pm 2 \%$ for Cu, $93 \pm 10 \%$

and 94 ± 9 % for Pb, and 102 ± 3 % and 103 ± 5 % for Zn. The LoD ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ dw) were 0.04 for Cd and Pb, 7.41 for Zn, and 1.85 for Cu (calculated using blank values and average dry mass of samples). Trace elements concentrations are expressed in $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ on a dry weight (dw) basis.

2.3. Corticosterone analyses

Because we did not have enough feathers after trace element analyses for 9 blackbirds, only 35 blackbirds were used for CORT analyses. Two unwashed feathers were measured (length) with a caliper to the nearest 0.1 mm and weighed with a precision scale to the nearest 0.1 mg. All the measurements were made by the same person to avoid extra variation in the data. Feather CORT concentrations were then measured following the protocol described by Bortolotti et al., (2008) with minor modifications. Ten mL of methanol (HPLC grade) was added to each feather sample to extract CORT from the feather. The samples were placed in a sonicating water bath at room temperature for 30 min, followed by incubation at 50°C overnight in a shaking water bath. The methanol was then separated from feather material by filtration, using filtered syringes. The feather remnants, original sample vial and filtration material were washed twice with 2.5 mL of additional methanol and the washes were added to the original methanol extract. The methanol extract was placed in a 50°C water bath and subsequently evaporated in a fume hood under air. The extract residues were reconstituted in a small volume of the phosphate buffer system (PBS; 0.05M, pH 7.6). These feather extracts were then analyzed by radio-immunoassay at the CEBC as previously described (Lormée et al., 2003). All samples were run in one assay and the intra-assay coefficient of variation was 7.07%.

2.4. Statistical analyses

All statistical analyses were performed in R 3.1.0 (R Core Team, 2014). In our study, we could not analyze adult and juvenile data together because of age-dependent molt patterns. Adults molt during the post-breeding season and their feathers integrate therefore CORT and contaminant levels during that specific period. In contrast, the feathers of juveniles are synthesized while they are growing, and therefore, they integrate CORT and contaminant levels of the developmental period. For trace elements, when concentrations were below the limit of detection, they were replaced by $(\text{LoD}) \times 0.5$ (Anderson et al., 2010). First, we used general linear models (GLMs; normal errors and identity link function) to test the influence of the habitat

(urban vs. rural), the year of sampling and their interaction on trace element concentrations (log-transformed). In addition, we also used GLMs to test the influence of urbanization (urbanization gradient continuous variable), the year of sampling and their interaction on trace element concentrations (log-transformed). Second, we used GLMs to test the influence of the habitat (urban vs. rural), the year of sampling and their interactions on feather CORT concentrations (log-transformed). In addition, we also used GLMs to test the influence of urbanization (urbanization gradient continuous variable), the year of sampling and their interaction on CORT concentrations (log-transformed). Finally, we used GLMs to examine the influence of feather trace element concentrations (Cd, Cu, Hg, Pb, Zn, log-transformed), the year of sampling, and their interaction on feather CORT levels (log-transformed).

3. Results

3.1. Summary statistics

All trace elements investigated were detected in the breast feathers of all blackbirds, except for Cd that was below the limit of detection for 13 individuals (Pb was below the limit of detection for only one individual; **Table 1**).

Table 1: Trace element concentrations ($\mu\text{g.g}^{-1}$ dw) in breast feathers of adult and juvenile blackbirds.

Element	Male adults				Juveniles			
	N	Mean	SE	Range (Min - Max)	N	Mean	SE	Range (Min - Max)
Hg	31	0.52	0.05	0.20 - 1.22	13	0.46	0.07	0.17 - 1.02
Pb	31	1.00	0.14	< 0.04 - 3.57	13	0.67	0.18	0.10 - 1.76
Cd*	31	0.12	0.02	< 0.04 - 0.62	13	0.10	0.03	< 0.04 - 0.37
Cu	31	10.10	0.61	6.75 - 19.73	13	9.17	0.30	7.39 - 11.06
Zn	31	172.00	7.51	127.36 - 340.63	13	158.68	3.71	139.59 - 179.74

* Cd concentrations were below the limit of detection in 13 samples.

3.2. Effect of urbanization on trace elements concentrations

Urban blackbirds had higher feather Pb concentrations than rural ones (GLM, juveniles: $F_{1,9} = 33.67$, $p < 0.001$, adults: $F_{1,27} = 7.71$, $p = 0.009$; **Fig. 1A**). Pb concentrations were similar between years for juveniles ($F_{1,9} = 1.36$, $p = 0.274$) and adults (GLM: $F_{1,27} = 3.59$, $p = 0.069$). Urban blackbirds had higher feather Cd concentrations than rural ones although this effect was

only apparent in juveniles (GLM, juveniles: $F_{1,9} = 14.74$, $p = 0.004$, adults: $F_{1,27} = 0.11$, $p = 0.741$; **Fig. 1B**). Cd concentrations were similar between years for juveniles (GLM: $F_{1,9} = 0.54$, $p = 0.479$; Fig. 1) but not for adults (GLM: $F_{1,27} = 10.52$, $p = 0.003$; Fig. 1). Urban blackbirds had higher feather Hg concentrations than rural ones although this effect was only apparent in adults (GLM, juveniles: $F_{1,9} = 2.46$, $p = 0.151$, adults: $F_{1,27} = 5.83$, $p = 0.023$; **Fig. 1C**). Hg concentrations were similar between years for adults (GLM: $F_{1,27} = 1.71$, $p = 0.202$) but not for juveniles (GLM: $F_{1,9} = 12.82$, $p = 0.006$). Feather Zn and Cu levels did not differ between urban and rural blackbirds and did not significantly differ between years (GLMs, juveniles, Cu: $F_{1,9} = 2.58$, $p = 0.143$, Zn: $F_{1,9} = 0.34$, $p = 0.577$, adults, Cu: $F_{1,27} = 0.52$, $p = 0.476$, Zn: $F_{1,27} = 2.39$, $p = 0.134$; **Fig. 2**). Moreover, there was no effect of the “habitat \times year” interaction on trace elements concentrations (all $p > 0.05$).

When using “urbanization gradient” as a continuous variable, results were very similar. Specifically, feather Pb levels were positively and significantly related to the degree of urbanization (GLMs, juveniles: $F_{1,9} = 16.64$, $p < 0.001$; adults: $F_{1,27} = 8.88$, $p = 0.002$). Feather Cd levels were positively and significantly related to the degree of urbanization in juveniles only (GLMs, juveniles: $F_{1,9} = 5.49$, $p = 0.019$; adults: $F_{1,27} = 0.10$, $p = 0.757$). Feather Hg levels were positively and marginally significantly related to the degree of urbanization in adults only (GLMs, juveniles: $F_{1,9} = 3.42$, $p = 0.098$; adults: $F_{1,27} = 4.10$, $p = 0.052$). Finally, feather Cu levels were not significantly related to the degree of urbanization (GLMs, juveniles: $F_{1,9} = 4.24$, $p = 0.070$; adults: $F_{1,27} = 0.07$, $p = 0.788$).

3.3. Effect of urbanization on feather CORT concentrations

Feather CORT concentration differed significantly between habitat types in juveniles only (adults: $F_{1,20} = 0.55$, $p = 0.468$; juveniles: $F_{1,7} = 74.53$, $p < 0.001$; **Fig. 3**), with urban juveniles having higher feather CORT levels than rural ones. Feather CORT levels were similar between years although feather CORT levels were slightly higher in 2014 for juveniles (adults: $F_{1,21} = 0.32$, $p = 0.579$; juveniles: $F_{1,7} = 5.10$, $p = 0.059$). Moreover, there was no effect of the “habitat \times year” interaction on feather CORT levels (all $p > 0.05$). Again, results were very similar when using “urbanization gradient” as a continuous variable. Specifically, feather CORT levels were positively and significantly related to the degree of urbanization in juveniles only (GLMs, juveniles: $F_{1,7} = 30.38$, $p < 0.001$; adults: $F_{1,20} = 0.30$, $p = 0.588$).

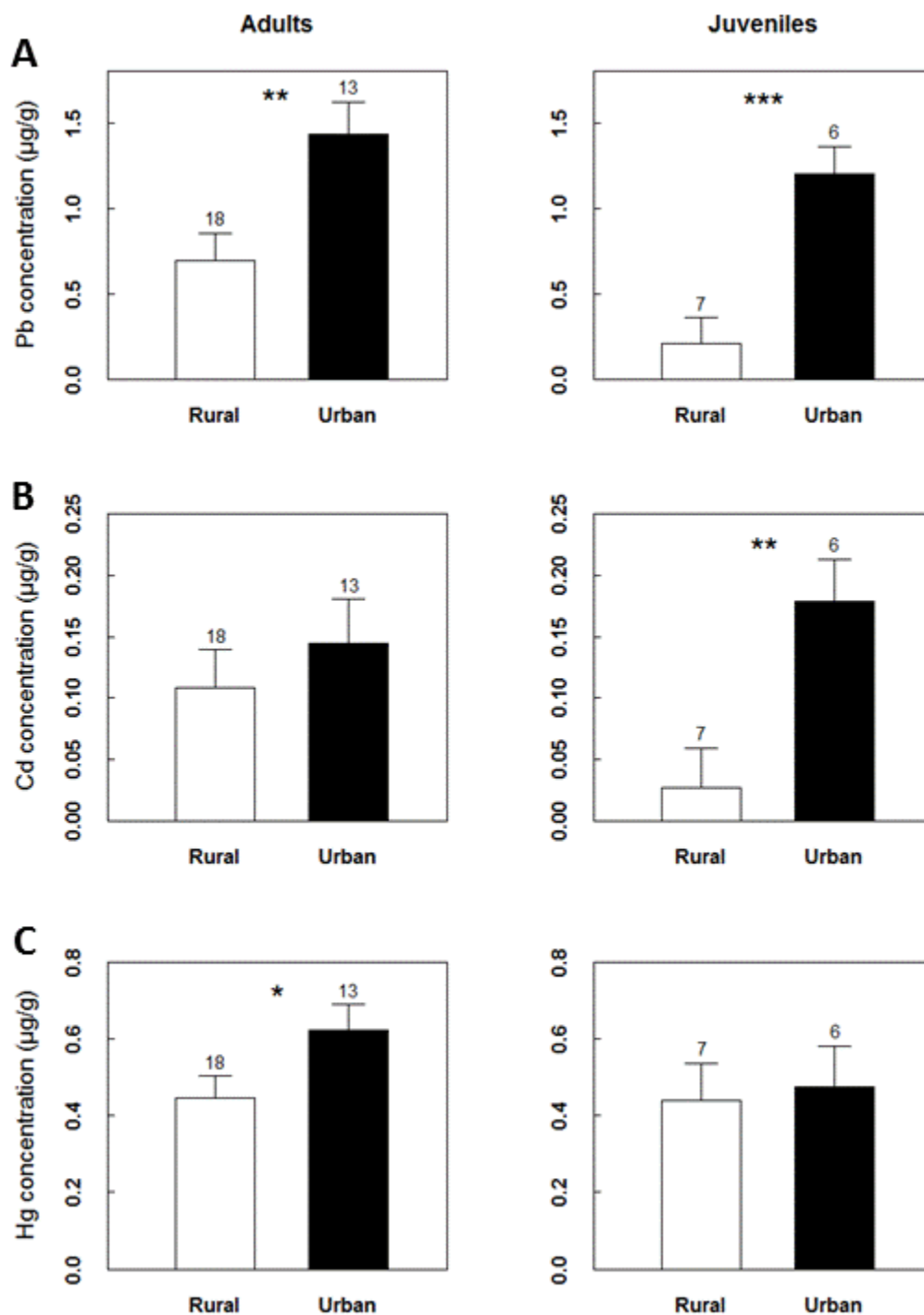


Fig 1. Non-essential element concentration (Mean \pm S.E: $\mu\text{g.g}^{-1}$ dw) of Pb (A), Cd (B) and Hg (C) in feathers of adult and juvenile blackbirds from rural (open bars) and urban areas (filled bars). Significant effects of habitat are symbolized: * $p < 0.5$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. Numbers above bars indicate sample size.

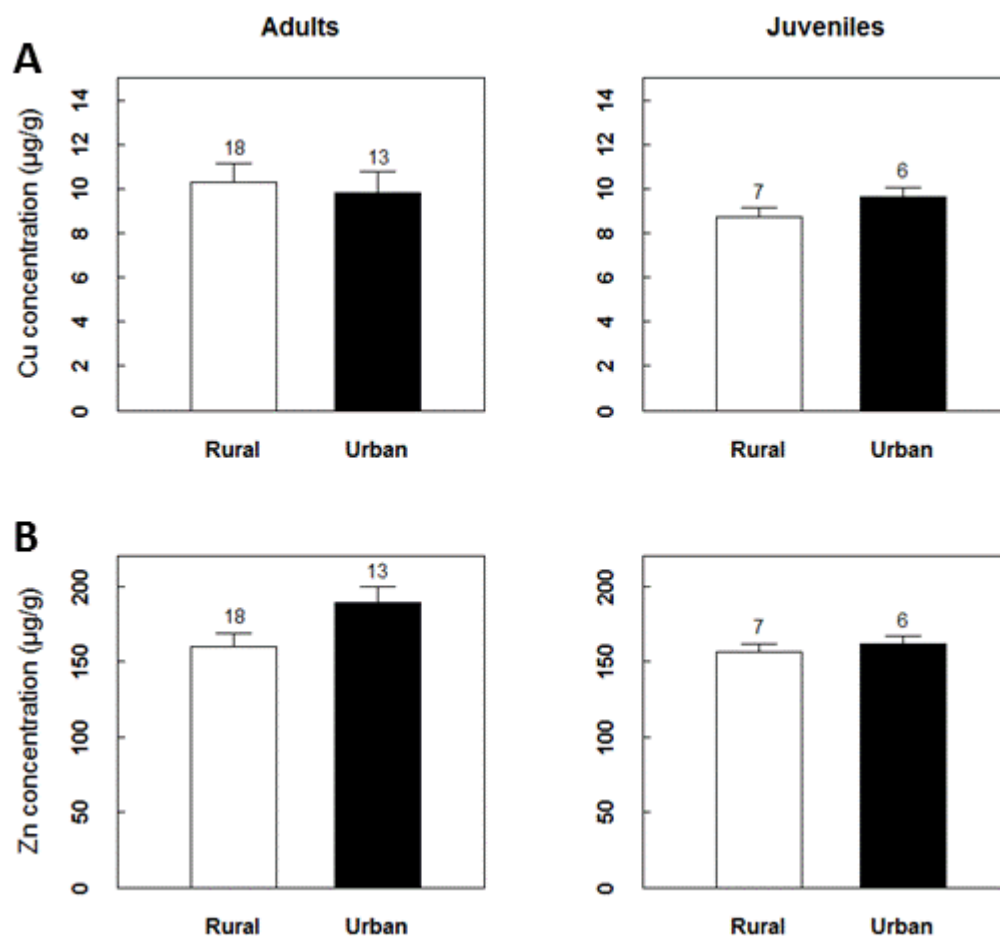


Fig 2. Essential element concentration (Mean \pm S.E: $\mu\text{g.g}^{-1}$ dw) of Cu (A), and Zn (B) in feathers of adult and juvenile blackbirds from rural (open bars) and urban areas (filled bars). Numbers above bars indicate sample size.

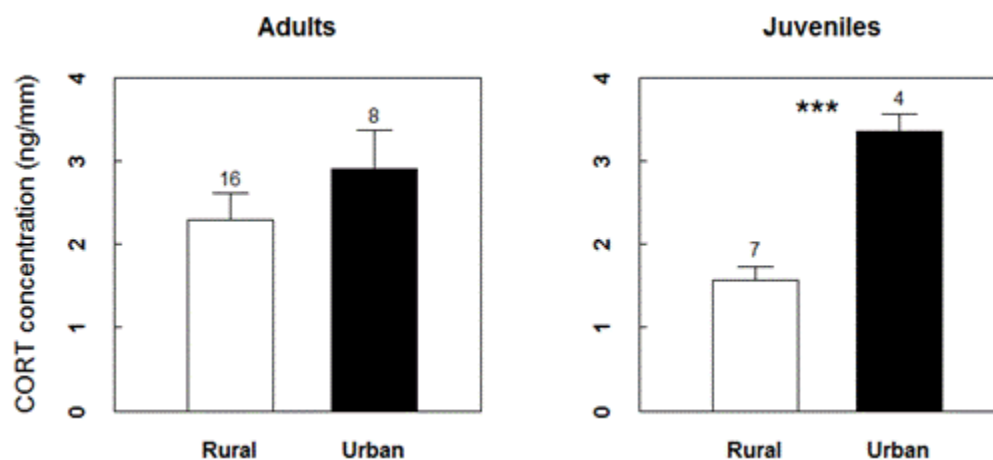


Fig 3. CORT concentration (Mean \pm S.E: ng.mm^{-1}) in feathers of adult and juvenile blackbirds from rural (open bars) and urban areas (filled bars). Significant effect of habitat on CORT levels in juveniles is symbolized: *** $p < 0.001$. Numbers above bars indicate sample size.

3.4. Relationship between trace element levels and CORT levels

In juveniles, feather CORT levels were significantly and positively related to feather Pb levels (GLM, $F_{1,7} = 21.28$, $p = 0.002$, **Fig. 4**), feather Cd levels (GLM, $F_{1,7} = 15.85$, $p = 0.005$), but not to feather Hg levels (GLM, $F_{1,7} = 1.21$, $p = 0.307$), feather Zn levels (GLM, $F_{1,7} = 0.04$, $p = 0.849$), and feather Cu levels (GLM, $F_{1,7} = 0.68$, $p = 0.438$). In all these GLMs, feather CORT levels did not significantly differ between years and there was no effect of any interaction on feather CORT levels (all $p > 0.05$).

In adults, feather CORT levels were significantly and positively related to feather Pb levels (GLM, $F_{1,20} = 11.51$, $p = 0.003$, **Fig. 4**), feather Hg levels (GLM, $F_{1,7} = 5.62$, $p = 0.028$), feather Cu levels (GLM, $F_{1,20} = 5.99$, $p = 0.024$), but not to feather Cd levels (GLM, $F_{1,20} = 1.02$, $p = 0.324$); and feather Zn levels (GLM, $F_{1,20} = 1.56$, $p = 0.226$). In all these GLMs, feather CORT levels did not significantly differ between years and there was no effect of any interaction on feather CORT levels (all $p > 0.05$).

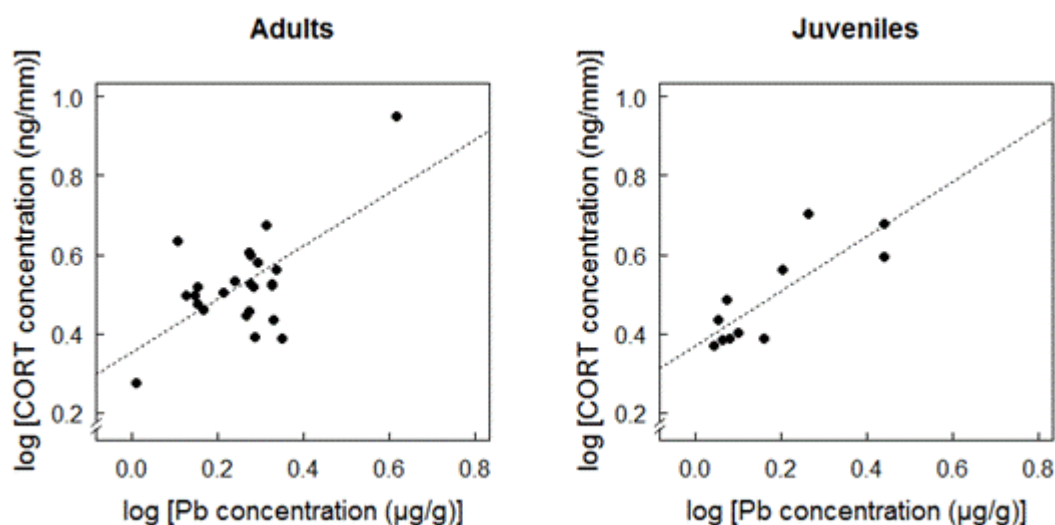


Fig 4. Relationship between feather Pb levels and feather CORT levels in adult and juvenile blackbirds.

4. Discussion

In this study, we examined the influence of urbanization on trace element contamination in urban and rural blackbirds along an urbanization gradient (from rural to moderately urbanized areas). We found that urban birds had overall a higher burden than rural ones for several trace

elements (Cd, Hg, Pb), demonstrating that urbanization results in trace element contamination even in medium sized cities and suburban areas. Interestingly, this contamination of urban birds was also associated with elevated CORT levels. This result suggests that urbanization probably constrains urban birds and that this effect could be mediated by trace element contamination. Indeed, trace element contamination may alter the ability of individuals to cope with the urban environment, resulting therefore in elevated CORT levels. Moreover, trace elements may also act as endocrine disruptors and affect the HPA axis, thus explaining the high CORT levels of urban birds. Because urbanization is not only associated with trace element contamination but also with numerous other constraints, future experimental studies are now required to disentangle the influence of these multiple urban-related constraints on CORT levels and to specifically test the influence of each of these trace elements on CORT secretion.

4.1. Urbanization and trace element contamination

Urbanization appears to have highly significant effect on trace element contamination in blackbirds. Indeed, we found that the feathers of urban blackbirds contained much more trace elements than those of rural ones. Importantly, our study took place in medium-sized cities and moderately urbanized areas, demonstrating therefore that such contamination is not limited to intensely urbanized areas. Although we did not find any difference in Zn and Cu burdens between urban and rural blackbirds, we found that the feathers of urban blackbirds contained more Pb and Cd than those of rural blackbirds. High blood and feather Pb and Cd burdens are often found in birds inhabiting highly urbanized and industrial areas (Bichet et al., 2013; Coeurdassier et al., 2012; Kekkonen et al., 2012; Roux and Marra, 2007, but see Bichet et al., 2013 and Manjula et al., 2015 for Cd). For instance, Coeurdassier et al., (2012) found that Pb and Cd levels reach extremely high concentrations when blackbirds were sampled on a smelter contaminated site. It is important to emphasize that the contamination levels we report here were moderate or even low when compared with such studies. Since the establishment of new environmental policies in the 2000's (e.g., reduction of unleaded petrol use), Pb emissions and burdens have, respectively, decreased in urban areas and wildlife (Chadwick et al., 2011). However, our study shows that this urban-related contamination remains in wild birds, even in moderately urbanized areas. Because this contamination appears persistent even after several years, trace elements can still represent an important threat for wildlife (Pouyat et al., 2015).

Importantly, our study is one of the rare one to link urbanization with Hg contamination of wild vertebrates. Because of the higher methylation potential of aquatic ecosystems, Hg contamination has mostly been studied in aquatic environment and most urban-related ecotoxicological studies have, so far, focused on other trace elements only (but see Jackson et al., 2015). However, Hg is known to be produced by urban anthropogenic activities (Chalmers et al., 2014) and to also have detrimental effects on terrestrial vertebrates (Carlson et al., 2014; Varian-Ramos et al., 2014; Wada et al., 2009). Here, we found for the first time that adult urban blackbirds have higher feather Hg levels than rural ones. Because Hg is known to be an endocrine disruptor (Tartu et al., 2013, 2015; Wada et al., 2009) that also reduces performances (Carlson et al., 2014; Varian-Ramos et al., 2014), this result suggests therefore that an urban way of life may put some species, populations, and individuals at risk (although this Hg level of contamination is well below the levels that can be found in some seabird and aquatic species, see Blévin et al., 2013 for some examples).

We also found important differences in some trace element contamination between juveniles and adults (i.e., Cd and Hg). Specifically, urban juveniles had higher Cd burdens than rural ones, but this difference was not found in adult male blackbirds. Similarly, urban adults had higher Hg burdens than rural ones, but this difference was not found in juveniles. How can we explain these differences? First, they could simply result from different timing of feather growth between juveniles and adults: juveniles grow their feathers while developing in the nest whereas adults molt in autumn after breeding. Therefore, juvenile and adult feathers are not synthesized at the same time of the year and blackbirds may not feed on the exactly same diet during these two different stages, potentially explaining these contrasted influences of urbanization on Cd and Hg levels between juveniles and adults. Second, juvenile feathers are growing when they are fed by the parents at the nest and adults may feed their chicks with a specific diet that is different from their own and more or less contaminated in terms of Cd and/or Hg depending on the degree of urbanization. Finally, some differences may have been blurred by movements of juveniles or adults throughout the year. Thus, some juveniles may have been captured in urban areas while they were raised in a rural area, and similarly, adult males may have settled their territory in urbanized areas at the beginning of the spring whereas they were inhabiting in rural areas at the time of their last molt (i.e., autumn). This last interpretation is however unlikely to explain the similar Hg burdens between urban and rural juveniles because juvenile blackbirds are known to

stay around their natal territory several weeks after fledging (Magrath, 1991). Similarly, urban adult blackbirds are known to be sedentary rather than migratory (Evans et al., 2012; Møller et al., 2014; Partecke and Gwinner, 2007; Streif and Rasa, 2001), and dispersal is limited in male common blackbirds (Paradis et al., 1998), limiting therefore the potential of this hypothesis to explain similar Cd burdens between rural and urban adults.

Urbanization and feather CORT levels

We found a strong influence of urbanization on feather CORT levels in juvenile blackbirds, and specifically, CORT levels of urban juveniles were higher than those of rural juveniles. Interestingly, we did not find any effect of urbanization on feather CORT levels in adults, suggesting that juveniles may be more constrained by the urban environment than adult blackbirds. Supporting this interpretation, Meillère et al., (2015) recently found that adult house sparrows (*Passer domesticus*) do not suffer from urbanization during their adult life while nutritional stress occurs during their development. The relationship between urbanization and CORT levels is inconsistent and probably depends on the life-history stage, the species and the specific constraints of a given urban habitat (reviewed in Bonier, 2012, see also Partecke et al., 2006 for this species). In blackbirds, previous studies have shown that density and intra-specific competition is particularly high in urban areas (Evans et al., 2010; Møller et al., 2012). Because young and inexperienced urban juveniles have to compete with older and more experienced blackbirds, this may preclude them from finding enough food to sustain their nutritional needs (Desrochers, 1992), explaining therefore their higher feather CORT levels (Angelier et al., 2015; Kitaysky et al., 1999; Lynn et al., 2010). On the other hand, experienced urban adults may not suffer as much from this competition because of their better foraging skills (Desrochers, 1992). This difference in CORT levels between urban and rural juveniles may also result from nutritional stress when the chicks were still developing and growing their feathers at their nest (Kitaysky et al., 2001). Thus, urban parents may be unable to sustain their brood needs in urban areas because of higher density and intra-specific competition relative to rural areas.

Trace element contamination and feather CORT levels

In wild vertebrates, it is often challenging to link physiological measures and trace element contamination because most physiological parameters can only be measured in blood that only

represents an instantaneous physiological measurement. For instance, CORT fluctuates daily and seasonally and a single measure of plasma CORT levels may be difficult to interpret. In that respect, measuring feather CORT levels is promising because it provides eco-toxicologists not only with a reliable indicator of trace element contamination (Burger, 1993; Lodenius and Solonen, 2013), but also with an integrated measure of CORT secretion (Bortolotti et al., 2008; Jenni-Eiermann et al., 2015). Thanks to this methodology, here, we report for the first time a strong and significant correlation between Pb levels and feather CORT levels in both juvenile and adult blackbirds. Previous biomedical studies have shown that long-term exposure to low doses of lead can affect the HPA axis, and thus, CORT secretion in laboratory rodents and humans (Haider et al., 2013; Virgolini et al., 2005). Although lead exposure has been associated with alteration of behavior and physiological functions in wild vertebrates (Burger and Gochfeld, 2005; Geens et al., 2009, 2010; Koivula et al., 2011; Martinez-Haro et al., 2011; but see Dauwe et al., 2006), only a few studies have examined the impact of lead exposure on CORT levels (Eeva et al., 2005, 2014). For example, Baos et al., (2006) found that lead exposure was associated with elevated CORT levels in white storks (*Ciconia ciconia*), supporting therefore the idea that lead exposure may affect the HPA axis and CORT regulation.

We also found that feather CORT levels were significantly and positively correlated with Hg burden in adult blackbirds. Although the impact of Hg contamination has been overlooked in terrestrial birds (Jackson et al., 2015), a few previous studies have reported an impact of such contamination on CORT levels in wild vertebrates, but they reported either reduced or unchanged CORT levels in contaminated animals (Beck et al., 2014; Franceschini et al., 2009; Herring et al., 2014, 2012; Tartu et al., 2015; Wada et al., 2009, 2010). Supporting these previous findings, the relationship between Hg burden and feather CORT levels was not found in juveniles. The link between Hg and CORT secretion appears therefore inconsistent. Although further experimental studies appear now necessary, the positive link between Hg and CORT levels in adult blackbirds may result from independent effects of urbanization on Hg levels and CORT secretion without any direct effect of Hg on CORT levels.

Because this study is correlative, it is obviously challenging to assess the exact impact of Pb and Hg contamination on CORT regulation. These trace elements could act as endocrine disruptors and affect the functioning of the HPA axis, explaining therefore the higher feather CORT levels of urban birds. On the other hand, both CORT secretion and Pb and Hg levels may

be affected by urbanization without any functional link between these two variables. Therefore, future experimental studies are now needed to understand to what extent Hg and Pb may disrupt CORT regulation, and more generally physiological mechanisms, in terrestrial birds (Jackson et al., 2015).

Acknowledgments

We are grateful to A. Dupoué, M. Liaigre, F. Le Bouard, and many others, for their great help in collecting blackbird carcasses, and also thank C. Churlaud and M. Brault-Favrou from the Plateforme “Analyses Elémentaires” of LIENSs and C. Trouvé from the CEBC for their significant help in trace element and hormone assays. The present work was supported by the Fyssen Foundation (grant to F. Angelier) and by the Centre National de la Recherche Scientifique. A. Meillère was supported by a PhD grant from the “Région Poitou-Charentes” and the “Conseil Général des Deux-Sèvres.”

References

- Alleva, E., Francia, N., Pandolfi, M., De Marinis, A.M., Chiarotti, F., Santucci, D., 2006. Organochlorine and heavy-metal contaminants in wild mammals and birds of Urbino-Pesaro province, Italy: an analytic overview for potential bioindicators. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 51, 123–134.
- Anderson, O.R.J., Phillips, R.A., Shore, R.F., McGill, R.A.R., McDonald, R.A., Bearhop, S., 2010. Element patterns in albatrosses and petrels: influence of trophic position, foraging range, and prey type. *Environ. Pollut.* 158, 98–107.
- Angelier, F., Wingfield, J.C., 2013. Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: Theory, hypotheses and perspectives. *Gen. Comp. Endocrinol.* 190, 118–128.
- Angelier, F., Wingfield, J.C., Parenteau, C., Pellé, M., Chastel, O., 2015. Does short-term fasting lead to stressed-out parents? A study of incubation commitment and the hormonal stress responses and recoveries in snow petrels. *Horm. Behav.* 67, 28–37.
- Azimi, S., Ludwig, A., Thévenot, D.R., Colin, J.-L., 2003. Trace metal determination in total atmospheric deposition in rural and urban areas. *Sci. Total Environ.* 308, 247–256.
- Azimi, S., Rocher, V., Muller, M., Moilleron, R., Thevenot, D.R., 2005. Sources, distribution and variability of hydrocarbons and metals in atmospheric deposition in an urban area (Paris, France). *Sci. Total Environ.* 337, 223–239.
- Baos, R., Blas, J., Bortolotti, G.R., Marchant, T.A., Hiraldo, F., 2006. Adrenocortical response to stress and thyroid hormone status in free-living nestling white storks (*Ciconia ciconia*) exposed to heavy metal and arsenic contamination. *Environ. Health Perspect.* 114, 1497–1501.

- Beck, M.L., Hopkins, W.A., Hallagan, J.J., Jackson, B.P., Hawley, D.M., 2014. Exposure to residual concentrations of elements from a remediated coal fly ash spill does not adversely influence stress and immune responses of nestling tree swallows. *Conserv. Physiol.* 2, cou018.
- Berglund, A.M.M., Koivula, M.J., Eeva, T., 2011. Species- and age-related variation in metal exposure and accumulation of two passerine bird species. *Environ. Pollut.* 159, 2368–2374.
- Bianchi, N., Ancora, S., Di Fazio, N., Leonzio, C., 2008. Cadmium, lead, and mercury levels in feathers of small passerine birds: Noninvasive sampling strategy. *Environ. Toxicol. Chem.* 27, 2064–2070.
- Bichet, C., Scheifler, R., Cœurdassier, M., Julliard, R., Sorci, G., Loiseau, C., 2013. Urbanization, trace metal pollution, and malaria prevalence in the house sparrow. *PLoS One* 8, e53866.
- Blévin, P., Carravieri, A., Jaeger, A., Chastel, O., Bustamante, P., Cherel, Y., 2013. Wide range of mercury contamination in chicks of Southern Ocean seabirds. *PLoS One* 8, e54508.
- Bonier, F., 2012. Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Horm. Behav.* 61, 763–772.
- Bortolotti, G.R., Marchant, T.A., Blas, J., German, T., 2008. Corticosterone in feathers is a long-term, integrated measure of avian stress physiology. *Funct. Ecol.* 22, 494–500.
- Brasso, R.L., Cristol, D.A., 2008. Effects of mercury exposure on the reproductive success of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Ecotoxicology* 17, 133–141.
- Burger, J., 1993. Metals in avian feathers: bioindicators of environmental pollution. *Rev. Environ. Toxicol.* 5, 203–311.
- Burger, J., Bowman, R., Woolfenden, G.E., Gochfeld, M., 2004. Metal and metalloid concentrations in the eggs of threatened Florida scrub-jays in suburban habitat from south-central Florida. *Sci. Total Environ.* 328, 185–193.
- Burger, J., Gochfeld, M., 1992. Trace element distribution in growing feathers: Additional excretion in feather sheaths. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 23, 105–108.
- Burger, J., Gochfeld, M., 2004. Marine birds as sentinels of environmental pollution. *EcoHealth* 1, 263–274.
- Burger, J., Gochfeld, M., 2005. Effects of lead on learning in herring gulls: an avian wildlife model for neurobehavioral deficits. *Neurotoxicology* 26, 615–624.
- Carlson, J.R., Cristol, D., Swaddle, J.P., 2014. Dietary mercury exposure causes decreased escape takeoff flight performance and increased molt rate in European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ecotoxicology* 23, 1464–1473.
- Carravieri, A., Bustamante, P., Tartu, S., Meillère, A., Labadie, P., Budzinski, H., Peluhet, L., Barbraud, C., Weimerskirch, H., Chastel, O., others, 2014. Wandering albatrosses document latitudinal variations in the transfer of persistent organic pollutants and mercury to Southern Ocean predators. *Environ. Sci. Technol.* 48, 14746–14755.
- Carson, R., 1962. *Silent spring*. Houghton Mifflin, Boston.
- Chadwick, E.A., Simpson, V.R., Nicholls, A.E., Slater, F.M., 2011. Lead levels in Eurasian otters decline with time and reveal interactions between sources, prevailing weather, and stream chemistry. *Environ. Sci. Technol.* 45, 1911–1916.

- Chalmers, A.T., Krabbenhoft, D.P., Van Metre, P.C., Nilles, M.A., 2014. Effects of urbanization on mercury deposition and accumulation in New England. *Environ. Pollut.* 192, 104–112.
- Coeurdassier, M., Fritsch, C., Faivre, B., Crini, N., Scheifler, R., 2012. Partitioning of Cd and Pb in the blood of European blackbirds (*Turdus merula*) from a smelter contaminated site and use for biomonitoring. *Chemosphere* 87, 1368–1373.
- Colborn, T., 2004. Neurodevelopment and endocrine disruption. *Environ. Health Perspect.* 112, 944–949.
- Colborn, T., Saal, F.S. vom, Soto, A.M., 1993. Developmental effects of endocrine-disrupting chemicals in wildlife and humans. *Environ. Health Perspect.* 101, 378.
- Cramp, S., 1988. Handbook of the birds of Europe and the Middle East and North Africa. Volume V - Tyrant flycatchers to thrushes. Oxford University Press, Oxford.
- Cristol, D.A., Brasso, R.L., Condon, A.M., Fovargue, R.E., Friedman, S.L., Hallinger, K.K., Monroe, A.P., White, A.E., 2008. The movement of aquatic mercury through terrestrial food webs. *Science* 320, 335–335.
- Dauwe, T., Bervoets, L., Blust, R., Pinxten, R., Eens, M., 2000. Can excrement and feathers of nestling songbirds be used as biomonitors for heavy metal pollution? *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 39, 541–546.
- Dauwe, T., Bervoets, L., Pinxten, R., Blust, R., Eens, M., 2003. Variation of heavy metals within and among feathers of birds of prey: effects of molt and external contamination. *Environ. Pollut.* 124, 429–436.
- Dauwe, T., Janssens, E., Bervoets, L., Blust, R., Eens, M., 2004. Relationships between metal concentrations in great tit nestlings and their environment and food. *Environ. Pollut.* 131, 373–380.
- Dauwe, T., Janssens, E., Eens, M., 2006. Effects of heavy metal exposure on the condition and health of adult great tits (*Parus major*). *Environ. Pollut.* 140, 71–78.
- Desrochers, A., 1992. Age and foraging success in European blackbirds: variation between and with individuals. *Anim. Behav.* 43, 885–894.
- Domingo, J.L., 1994. Metal-induced developmental toxicity in mammals. *J. Toxicol. Environ. Health* 42, 123–141.
- Eens, M., Pinxten, R., Verheyen, R.F., Blust, R., Bervoets, L., 1999. Great and blue tits as indicators of heavy metal contamination in terrestrial ecosystems. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 44, 81–85.
- Eeva, T., Tanhuanpää, S., Råbergh, C., Airaksinen, S., Nikinmaa, M., Lehikoinen, E., 2000. Biomarkers and fluctuating asymmetry as indicators of pollution-induced stress in two hole-nesting passerines. *Funct. Ecol.* 14, 235–243.
- Eeva, T., Lehikoinen, E., Nikinmaa, M., 2003. Pollution-induced nutritional stress in birds: an experimental study of direct and indirect effects. *Ecol. Appl.* 13, 1242–1249.
- Eeva, T., Hasselquist, D., Langefors, Å., Tummeleht, L., Nikinmaa, M., Ilmonen, P., 2005. Pollution related effects on immune function and stress in a free-living population of pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *J. Avian Biol.* 36, 405–412.

- Eeva, T., Rainio, M., Berglund, A., Kanerva, M., Stauffer, J., Stöwe, M., Ruuskanen, S., 2014. Experimental manipulation of dietary lead levels in great tit nestlings: limited effects on growth, physiology and survival. *Ecotoxicology* 23, 914–928.
- Evans, K.L., Hatchwell, B.J., Parnell, M., Gaston, K.J., 2010. A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biol. Rev.* 85, 643–667.
- Evans, K.L., Newton, J., Gaston, K.J., Sharp, S.P., McGowan, A., Hatchwell, B.J., 2012. Colonisation of urban environments is associated with reduced migratory behaviour, facilitating divergence from ancestral populations. *Oikos* 121, 634–640.
- Evers, D.C., Savoy, L.J., DeSorbo, C.R., Yates, D.E., Hanson, W., Taylor, K.M., Siegel, L.S., Cooley Jr, J.H., Bank, M.S., Major, A., others, 2008. Adverse effects from environmental mercury loads on breeding common loons. *Ecotoxicology* 17, 69–81.
- Franceschini, M.D., Lane, O.P., Evers, D.C., Reed, J.M., Hoskins, B., Romero, L.M., 2009. The corticosterone stress response and mercury contamination in free-living tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Ecotoxicology* 18, 514–521.
- Frantz, A., Pottier, M.-A., Karimi, B., Corbel, H., Aubry, E., Haussy, C., Gasparini, J., Castrec-Rouelle, M., 2012. Contrasting levels of heavy metals in the feathers of urban pigeons from close habitats suggest limited movements at a restricted scale. *Environ. Pollut.* 168, 23–28.
- Furness, R.W., 1993. Birds as monitors of pollutants, in: Furness, R.W., Greenwood, J.J.D. (Eds.), *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman & Hall, London, pp. 86–143.
- Furness, R.W., Camphuysen, K.C., 1997. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 54, 726–737.
- Gasparini, J., Jacquin, L., Laroucau, K., Vorimore, F., Aubry, E., Castrec-Rouëlle, M., Frantz, A., 2014. Relationships Between Metals Exposure and Epidemiological Parameters of Two Pathogens in Urban Pigeons. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 92, 208–212.
- Geens, A., Dauwe, T., Eens, M., 2009. Does anthropogenic metal pollution affect carotenoid colouration, antioxidative capacity and physiological condition of great tits (*Parus major*)? *Comp. Biochem. Physiol. Part C Toxicol. Pharmacol.* 150, 155–163.
- Geens, A., Dauwe, T., Bervoets, L., Blust, R., Eens, M., 2010. Haematological status of wintering great tits (*Parus major*) along a metal pollution gradient. *Sci. Total Environ.* 408, 1174–1179.
- Giesy, J.P., Feyk, L.A., Jones, P.D., Kannan, K., Sanderson, T., 2003. Review of the effects of endocrine-disrupting chemicals in birds. *Pure Appl. Chem.* 75, 2287–2303.
- Goutte, A., Bustamante, P., Barbraud, C., Delord, K., Weimerskirch, H., Chastel, O., 2014. Demographic responses to mercury exposure in two closely related Antarctic top predators. *Ecology* 95, 1075–1086.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X., Briggs, J.M., 2008. Global change and the ecology of cities. *Science* 319, 756–760.
- Haider, S., Saleem, S., Tabassum, S., Khaliq, S., Shamim, S., Batool, Z., Parveen, T., Haleem, D.J., others, 2013. Alteration in plasma corticosterone levels following long term oral administration of lead produces depression like symptoms in rats. *Metab. Brain Dis.* 28, 85–92.

- Hallinger, K.K., Zabransky, D.J., Kazmer, K.A., Cristol, D.A., 2010. Birdsong Differs Between Mercury-Polluted and Reference Sites. *The Auk* 127, 156–161.
- Hallinger, K.K., Cornell, K.L., Brasso, R.L., Cristol, D.A., 2011. Mercury exposure and survival in free-living tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Ecotoxicology* 20, 39–46.
- Hawley, D.M., Hallinger, K.K., Cristol, D.A., 2009. Compromised immune competence in free-living tree swallows exposed to mercury. *Ecotoxicology* 18, 499–503.
- Heath, J.A., Frederick, P.C., Karasov, W.H., 2005. Relationships among mercury concentrations, hormones, and nesting effort of white ibises (*Eudocimus albus*) in the Florida Everglades. *The Auk* 122, 255–267.
- Hernández, L.M., Gómara, B., Fernández, M., Jiménez, B., González, M.J., Baos, R., Hiraldo, F., Ferrer, M., Benito, V., Suner, M.A., others, 1999. Accumulation of heavy metals and As in wetland birds in the area around Donana National Park affected by the Aznalcollar toxic spill. *Sci. Total Environ.* 242, 293–308.
- Herring, G., Ackerman, J.T., Herzog, M.P., 2012. Mercury exposure may suppress baseline corticosterone levels in juvenile birds. *Environ. Sci. Technol.* 46, 6339–6346.
- Herring, G., Eagles-Smith, C.A., Gawlik, D.E., Beerens, J.M., Ackerman, J.T., 2014. Physiological condition of juvenile wading birds in relation to multiple landscape stressors in the Florida Everglades: effects of hydrology, prey availability, and mercury bioaccumulation. *PLoS One* 9, e106447.
- Hoff Brait, C.H., Antoniosi Filho, N.R., 2011. Use of feathers of feral pigeons (*Columba livia*) as a technique for metal quantification and environmental monitoring. *Environ. Monit. Assess.* 179, 457–467.
- Isaksson, C., 2010. Pollution and its impact on wild animals: a meta-analysis on oxidative stress. *EcoHealth* 7, 342–350.
- Jackson, A.K., Evers, D.C., Adams, E.M., Cristol, D.A., Eagles-Smith, C., Edmonds, S.T., Gray, C.E., Hoskins, B., Lane, O.P., Sauer, A., others, 2015. Songbirds as sentinels of mercury in terrestrial habitats of eastern North America. *Ecotoxicology* 24, 453–467.
- Jager, L.P., Rijnierse, F.V., Esselink, H., Baars, A.J., 1996. Biomonitoring with the Buzzard *Buteo buteo* in the Netherlands: heavy metals and sources of variation. *J. Für Ornithol.* 137, 295–318.
- Janssens, E., Dauwe, T., Bervoets, L., Eens, M., 2002. Inter- and intraclutch variability in heavy metals in feathers of great tit nestlings (*Parus major*) along a pollution gradient. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 43, 323–329.
- Janssens, E., Dauwe, T., Van Duyse, E., Beernaert, J., Pinxten, R., Eens, M., 2003. Effects of heavy metal exposure on aggressive behavior in a small territorial songbird. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 45, 121–127.
- Jenni-Eiermann, S., Helfenstein, F., Vallat, A., Glauser, G., Jenni, L., 2015. Corticosterone: effects on feather quality and deposition into feathers. *Methods Ecol. Evol.* 6, 237–246.
- Kahle, S., Becker, P.H., 1999. Bird blood as bioindicator for mercury in the environment. *Chemosphere* 39, 2451–2457.

- Kalisińska, E., Salicki, W., Mysłek, P., Kavetska, K.M., Jackowski, A., 2004. Using the mallard to biomonitor heavy metal contamination of wetlands in North-Western Poland. *Sci. Total Environ.* 320, 145–161.
- Kalisińska, E., Lisowski, P., Salicki, W., Kucharska, T., Kavetska, K., 2009. Mercury in wild terrestrial carnivorous mammals from north-western Poland and unusual fish diet of red fox. *Acta Theriol. (Warsz.)* 54, 345–356.
- Kekkonen, J., Hanski, I.K., Väisänen, R.A., Brommer, J.E., 2012. Levels of heavy metals in House Sparrows (*Passer domesticus*) from urban and rural habitats of southern Finland. *Ornis Fenn.* 89, 91–98.
- Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C., Piatt, J.F., 1999. Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding black-legged kittiwakes. *Funct. Ecol.* 13, 577–584.
- Kitaysky, A.S., Kitaishkaia, E.V., Wingfield, J.C., Piatt, J.F., 2001. Dietary restriction causes chronic elevation of corticosterone and enhances stress response in red-legged kittiwake chicks. *J. Comp. Physiol. B* 171, 701–709.
- Koivula, M.J., Kanerva, M., Salminen, J.-P., Nikinmaa, M., Eeva, T., 2011. Metal pollution indirectly increases oxidative stress in great tit (*Parus major*) nestlings. *Environ. Res.* 111, 362–370.
- Landys, M.M., Ramenofsky, M., Wingfield, J.C., 2006. Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 148, 132–149.
- Lodenius, M., Solonen, T., 2013. The use of feathers of birds of prey as indicators of metal pollution. *Ecotoxicology* 22, 1319–1334.
- Lormée, H., Jouventin, P., Trouve, C., Chastel, O., 2003. Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis* 145, 212–219.
- Lynn, S.E., Stamps, T.B., Barrington, W.T., Weida, N., Hudak, C.A., 2010. Food, stress, and reproduction: short-term fasting alters endocrine physiology and reproductive behavior in the zebra finch. *Horm. Behav.* 58, 214–222.
- Magrath, R.D., 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus merula*. *J. Anim. Ecol.* 60, 335–351.
- Manjula, M., Mohanraj, R., Devi, M.P., 2015. Biomonitoring of heavy metals in feathers of eleven common bird species in urban and rural environments of Tiruchirappalli, India. *Environ. Monit. Assess.* 187, 1–10.
- Martinez-Haro, M., Green, A.J., Mateo, R., 2011. Effects of lead exposure on oxidative stress biomarkers and plasma biochemistry in waterbirds in the field. *Environ. Res.* 111, 530–538.
- Marzluff, J.M., Bowman, R., Donnelly, R., 2001. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches, in: Marzluff, J.M., Bowman, R., Donnelly, R. (Eds.), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer, pp. 1–17.
- McEwen, B.S., Wingfield, J.C., 2010. What's in a name? Integrating homeostasis, allostasis and stress. *Horm. Behav.* 57, 105–111.

- Meillère, A., Brischoux, F., Parenteau, C., Angelier, F., 2015. Influence of Urbanization on Body Size, Condition, and Physiology in an Urban Exploiter: A Multi-Component Approach. *PLoS One* 10, e0135685.
- Mergler, D., Anderson, H.A., Chan, L.H.M., Mahaffey, K.R., Murray, M., Sakamoto, M., Stern, A.H., 2007. Methylmercury exposure and health effects in humans: a worldwide concern. *Ambio* 36, 3–11.
- Metian, M., Bustamante, P., Hédouin, L., Warnau, M., 2008. Accumulation of nine metals and one metalloid in the tropical scallop *Comptopallium radula* from coral reefs in New Caledonia. *Environ. Pollut.* 152, 543–552.
- Møller, A.P., Diaz, M., Flensted-Jensen, E., Grim, T., Ibáñez-Álamo, J.D., Jokimäki, J., Mänd, R., Markó, G., Tryjanowski, P., 2012. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. *Oecologia* 170, 867–875.
- Møller, A.P., Jokimäki, J., Skorka, P., Tryjanowski, P., 2014. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the blackbird (*Turdus merula*). *Oecologia* 175, 1019–1027.
- Nam, D.-H., Lee, D.-P., 2006. Monitoring for Pb and Cd pollution using feral pigeons in rural, urban, and industrial environments of Korea. *Sci. Total Environ.* 357, 288–295.
- Nriagu, J.O., 1989. A global assessment of natural sources of atmospheric trace metals. *Nature* 338, 47–49.
- Nriagu, J.O., 1990. Human influence on the global cycling of trace metals. *Glob. Planet. Change* 2, 113–120.
- Orlowski, G., Kasprzykowski, Z., Dobicki, W., Pokorny, P., Polechoński, R., 2010. Geographical and habitat differences in concentrations of copper, zinc and arsenic in eggshells of the Rook *Corvus frugilegus* in Poland. *J. Ornithol.* 151, 279–286.
- Ottinger, M.A., Quinn, M.J., Lavoie, E., Abdelnabi, M.A., Thompson, N., Hazelton, J.L., Wu, J.M., Beavers, J., Jaber, M., 2005. Consequences of endocrine disrupting chemicals on reproductive endocrine function in birds: establishing reliable end points of exposure. *Domest. Anim. Endocrinol.* 29, 411–419.
- Pacyna, J.M., Pacyna, E.G., 2001. An assessment of global and regional emissions of trace metals to the atmosphere from anthropogenic sources worldwide. *Environ. Rev.* 9, 269–298.
- Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J., Gregory, R.D., 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *J. Anim. Ecol.* 67, 518–536.
- Partecke, J., Schwabl, I., Gwinner, E., 2006. Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology* 87, 1945–1952.
- Partecke, J., Gwinner, E., 2007. Increased sedentariness in European Blackbirds following urbanization: a consequence of local adaptation? *Ecology* 88, 882–890.
- Peakall, D., 1992. Animal biomarkers as pollution indicators. Springer Science & Business Media.
- Pouyat, R.V., Szlavecz, K., Yesilonis, I.D., Wong, C.P., Murawski, L., Marra, P., Casey, R.E., Lev, S., 2015. Multi-scale assessment of metal contamination in residential soil and soil fauna: a case study in the Baltimore–Washington metropolitan region, USA. *Landsc. Urban Plan.* 142, 7–17.
- R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.

- Rice, K.M., Walker Jr, E.M., Wu, M., Gillette, C., Blough, E.R., 2014. Environmental mercury and its toxic effects. *J. Prev. Med. Pub. Health* 47, 74.
- Rimmer, C.C., Miller, E.K., McFarland, K.P., Taylor, R.J., Faccio, S.D., 2010. Mercury bioaccumulation and trophic transfer in the terrestrial food web of a montane forest. *Ecotoxicology* 19, 697–709.
- Romero, L.M., 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol. Evol.* 19, 249–255.
- Romero, L.M., Dickens, M.J., Cyr, N.E., 2009. The reactive scope model—a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Horm. Behav.* 55, 375–389.
- Roux, K.E., Marra, P.P., 2007. The presence and impact of environmental lead in passerine birds along an urban to rural land use gradient. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 53, 261–268.
- Scheifler, R., Coeurdassier, M., Morilhat, C., Bernard, N., Faivre, B., Flicoteaux, P., Giraudoux, P., Noel, M., Piotte, P., Rieffel, D., de Vaufléury, A., Badot, P.-M., 2006. Lead concentrations in feathers and blood of common blackbirds (*Turdus merula*) and in earthworms inhabiting unpolluted and moderately polluted urban areas. *Sci. Total Environ.* 371, 197–205.
- Scheuhammer, A.M., 1987. The chronic toxicity of aluminium, cadmium, mercury, and lead in birds: a review. *Environ. Pollut.* 46, 263–295.
- Scheuhammer, A.M., Meyer, M.W., Sandheinrich, M.B., Murray, M.W., 2007. Effects of environmental methylmercury on the health of wild birds, mammals, and fish. *Ambio* 36, 12–19.
- Selin, N.E., 2009. Global biogeochemical cycling of mercury: a review. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 34, 43.
- Snoeijs, T., Dauwe, T., Pinxten, R., Vandesande, F., Eens, M., 2004. Heavy metal exposure affects the humoral immune response in a free-living small songbird, the great tit (*Parus major*). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 46, 399–404.
- Streif, M., Rasa, O., 2001. Divorce and its consequences in the common blackbird *Turdus merula*. *Ibis* 143, 554–560.
- Swaileh, K.M., Sansur, R., 2006. Monitoring urban heavy metal pollution using the House Sparrow (*Passer domesticus*). *J. Environ. Monit.* 8, 209–213.
- Tan, S.W., Meiller, J.C., Mahaffey, K.R., 2009. The endocrine effects of mercury in humans and wildlife. *Crit. Rev. Toxicol.* 39, 228–269.
- Tartu, S., Goutte, A., Bustamante, P., Angelier, F., Moe, B., Clément-Chastel, C., Bech, C., Gabrielsen, G.W., Bustnes, J.O., Chastel, O., 2013. To breed or not to breed: endocrine response to mercury contamination by an Arctic seabird. *Biol. Lett.* 9, 20130317.
- Tartu, S., Angelier, F., Wingfield, J.C., Bustamante, P., Labadie, P., Budzinski, H., Weimerskirch, H., Bustnes, J.O., Chastel, O., 2015. Corticosterone, prolactin and egg neglect behavior in relation to mercury and legacy POPs in a long-lived Antarctic bird. *Sci. Total Environ.* 505, 180–188.
- Van der Gon, H.D., van het Bolscher, M., Visschedijk, A., Zandveld, P., 2007. Emissions of persistent organic pollutants and eight candidate POPs from UNECE–Europe in 2000, 2010 and 2020 and the emission reduction resulting from the implementation of the UNECE POP protocol. *Atmos. Environ.* 41, 9245–9261.

- Varian-Ramos, C.W., Swaddle, J.P., Cristol, D.A., 2014. Mercury reduces avian reproductive success and imposes selection: an experimental study with adult-or lifetime-exposure in zebra finch. *PloS One* 9, e95674.
- Virgolini, M.B., Chen, K., Weston, D.D., Bauter, M.R., Cory-Slechta, D.A., 2005. Interactions of chronic lead exposure and intermittent stress: consequences for brain catecholamine systems and associated behaviors and HPA axis function. *Toxicol. Sci.* 87, 469–482.
- Wada, H., Cristol, D.A., McNabb, F.A., Hopkins, W.A., 2009. Suppressed adrenocortical responses and thyroid hormone levels in birds near a mercury-contaminated river. *Environ. Sci. Technol.* 43, 6031–6038.
- Wada, H., Yates, D.E., Evers, D.C., Taylor, R.J., Hopkins, W.A., 2010. Tissue mercury concentrations and adrenocortical responses of female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) near a contaminated river. *Ecotoxicology* 19, 1277–1284.
- Walker, C.H., 2003. Neurotoxic pesticides and behavioural effects upon birds. *Ecotoxicology* 12, 307–316.
- Walker, C.H., Sibly, R.M., Hopkin, S.P., Peakall, D.B., 2012. *Principles of Ecotoxicology*, Fourth Edition. ed. CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Wei, B., Yang, L., 2010. A review of heavy metal contaminations in urban soils, urban road dusts and agricultural soils from China. *Microchem. J.* 94, 99–107.
- Wingfield, J.C., 2008. Comparative endocrinology, environment and global change. *Gen. Comp. Endocrinol.* 157, 207–216.
- Wolfe, M.F., Schwarzbach, S., Sulaiman, R.A., 1998. Effects of mercury on wildlife: a comprehensive review. *Environ. Toxicol. Chem.* 17, 146–160.

5. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 1

Dans l'**Article 1**, l'évaluation de plusieurs indicateurs morphologiques, physiologiques et hématologiques de la condition, à la fois chez des individus adultes et juvéniles capturés dans 4 sites caractérisés par des degrés d'urbanisation contrastés, nous a permis de mettre en évidence que :

- Les moineaux évoluant dans des habitats plus urbanisés sont généralement plus petits (tarse) et plus légers que leurs conspécifiques ruraux.
- Les moineaux urbains ne semblent pas souffrir de stress énergétique. En effet, nous n'avons pas observé de différences associées à l'urbanisation dans un certain nombre d'indices complémentaires de la condition (« scaled mass index », hémocrite, taux de corticostérone basal et induit par un stress) entre les moineaux urbain et ruraux.
- Bien que l'environnement urbain ne semble pas contraindre énergétiquement les moineaux pendant leur vie adulte, il pourrait les contraindre pendant leur développement. *Cependant d'autres hypothèses pourraient également expliquer les variations phénotypiques observées entre les populations (divergences adaptatives par exemple). Des études supplémentaires sont donc nécessaires afin de mieux comprendre si la plus petite taille des individus urbains pourrait être adaptative ou refléter des contraintes de développement, et donc avoir de possibles conséquences sur la valeur sélective des individus.*
- L'influence de l'urbanisation sur la physiologie du stress est complexe et incohérente ; et que de nombreuses caractéristiques spécifiques des sites (par exemple : pollution, prédation, parasites) ont de fortes chances d'influer sur la réponse au stress des individus.

Les résultats de cet article soulignent également l'importance de mesurer un grand nombre d'indices de la condition dans de multiples populations le long du gradient d'urbanisation pour pouvoir effectivement évaluer l'influence de l'urbanisation sur les populations de vertébrés.

De façon importante, les **résultats préliminaires** de l'étude de 30 populations le long du gradient d'urbanisation confirment la plupart des résultats observés dans l'**Article 1**. Notamment, la différence de qualité des plumes entre les juvéniles urbains et ruraux, inexistante chez les adultes, suggère de nouveau que l'environnement urbain ne contraint pas énergétiquement les individus dans leur vie adulte, mais pourrait les contraindre pendant leur développement. Les données des niveaux de stress dans les plumes des juvéniles pourront nous apporter des informations supplémentaires sur les contraintes pendant leur développement.

Dans l'**Article 2**, l'évaluation simultanée des niveaux de métaux lourds (3 éléments non essentiels : plomb, cadmium et mercure, et 2 éléments essentiels potentiellement toxiques à de fortes concentrations : cuivre et zinc) et des niveaux de corticostérone (degré de stress) dans les plumes de merles noirs, adultes et juvéniles, échantillonnés le long d'un gradient d'urbanisation, nous a permis de mettre en évidence que :

- Les plumes des merles urbains ont généralement des niveaux de plomb, mercure et cadmium plus élevés que celles des merles ruraux, indiquant que l'urbanisation résulte en une contamination accrue par les métaux lourds. Ces niveaux plus élevés chez les merles urbains restent cependant relativement modérés dans des villes de taille moyenne. De plus, il est important de noter que cette contamination plus importante des merles urbains concerne également le mercure, un élément qui a très peu été considéré dans les milieux terrestres.
- Les niveaux de contaminations de certains métaux lourds peuvent différer entre les individus adultes et juvéniles.
- Les juvéniles urbains ont des niveaux de corticostérone dans les plumes plus élevés que les juvéniles ruraux, alors que ce n'est pas le cas chez les adultes. Les plumes des juvéniles ayant poussées pendant leur développement au nid, ces résultats soutiennent l'hypothèse de l'**Article 1** sur les moineaux domestiques, suggérant que le milieu urbain pourrait contraindre les individus pendant leur développement.

La contamination par les métaux lourds plus élevée des merles urbains est également associée à des niveaux plus élevés de corticostérone chez les adultes (plomb et mercure) et les juvéniles (plomb), suggérant que l'urbanisation pourrait contraindre les oiseaux urbains et que cet effet pourrait en partie être causé par la contamination par les métaux lourds. *Un certain nombre d'hypothèses pourraient expliquer pourquoi des niveaux plus élevés de métaux lourds sont associés à des niveaux plus élevés de stress. Il pourrait s'agir par exemple, d'un effet direct des métaux lourds sur la physiologie du stress, mais également d'effets indépendants de l'urbanisation sur les niveaux de métaux lourds et de stress, sans aucun lien direct entre les deux.*

Malheureusement comme cette étude est corrélative elle ne peut pas nous renseigner sur les causes exactes des résultats observés, et des études expérimentales futures sont donc nécessaires afin de mieux comprendre à quel point les métaux lourds peuvent impacter la physiologie du stress chez les oiseaux terrestres.

CHAPITRE 2 : LES EFFETS PEU CONNUS DE LA POLLUTION SONORE, UNE APPROCHE EXPÉRIMENTALE

1. CONTEXTE GÉNÉRAL

L'urbanisation expose les populations de vertébrés à des modifications environnementales drastiques, et en conséquence, les communautés animales diffèrent fortement entre les environnements urbains et les environnements non-urbains (McKinney, 2002, 2008; Chace & Walsh, 2006; Clergeau et al., 2006a). En effet, alors que certaines espèces semblent incapables de persister dans ces environnements modifiés et disparaissent rapidement, d'autres parviennent à les coloniser voire même à y prospérer (Blair, 1996; McKinney, 2002). Un des enjeux majeurs en écologie urbaine, à l'heure actuelle, est certainement d'essayer de comprendre les mécanismes sous-jacents à l'origine de ces différences de réponses entre les espèces ; et notamment, dans le contexte actuel d'urbanisation croissante, de comprendre (1) pourquoi et comment certaines espèces parviennent à faire face aux perturbations environnementales associées à l'urbanisation, et surtout, (2) jusqu'à quel point elles en sont capables. Cependant, les milieux urbains sont des écosystèmes complexes, dans lesquels un grand nombre de conditions environnementales sont modifiées par rapport aux milieux naturels et ruraux (structure des habitats, conditions abiotiques, ressources alimentaires, pollutions diverses et variées, etc. ; McKinney, 2002; Shochat et al., 2006; Grimm et al., 2008a; Pickett et al., 2011), rendant particulièrement difficile l'identification et la compréhension des mécanismes à travers lesquels l'urbanisation impacte les organismes. Un des défis majeurs reste donc souvent de dissocier les effets relatifs de chacune de ces modifications environnementales sur les organismes.

Parmi tous les facteurs caractéristiques des environnements urbains, le bruit d'origine anthropique a récemment reçu une attention considérable (Slabbekoorn & Ripmeester, 2008; Barber et al., 2010; Brumm, 2013; Francis & Barber, 2013; McGregor et al., 2013). En effet, l'urbanisation est à l'origine d'une forte augmentation des niveaux de bruit ambiants (Warren et al., 2006; Slabbekoorn & Ripmeester, 2008), et cette altération de l'environnement sonore naturel est aujourd'hui souvent perçue comme une contrainte majeure pour les vertébrés (Barber et al., 2010; Francis & Barber, 2013), et en particulier, pour les oiseaux qui ont été particulièrement étudiés dans ce domaine (Slabbekoorn & Ripmeester, 2008; Brumm & Zollinger, 2013; Gil & Brumm, 2014; Halfwerk & Slabbekoorn, 2014). Notamment, des niveaux élevés de bruit d'origine anthropique peuvent masquer les chants et autres signaux de communication importants des oiseaux (voir par exemple : Slabbekoorn & Peet, 2003; Fuller et al., 2007; Bermúdez-Cuamatzin et al., 2011; Leonard & Horn, 2012; Proppe et al., 2013), et ainsi, par exemple, affecter la distribution des

espèces (diversité, densité de population), le succès d'appariement et les performances de reproduction (Habib et al., 2007; Swaddle & Page, 2007; Halfwerk et al., 2011; Blickley et al., 2012a; Schroeder et al., 2012, voir aussi le **Tableau A** dans l'Introduction Générale).

Si l'on se penche en profondeur sur la littérature scientifique dans le domaine de l'impact de la pollution sonore sur les oiseaux, on se rend compte que, dans une très grande majorité, les études se sont focalisées sur la perturbation de la communication acoustique et les modifications comportementales qui y sont associées (altération des caractéristiques des chants, décalage des activités de chants en nocturne, etc.), et dans une moindre mesure, sur leurs conséquences sur les performances des individus. Comparativement, il apparaît que de nombreux effets potentiels de l'exposition au bruit d'origine anthropique ont largement été négligés. C'est notamment le cas :

- **Des effets du masquage d'autres signaux acoustiques, non associés à la communication** (tels que ceux nécessaires à la détection de prédateurs ou la localisation de proie) : par exemple, des niveaux de bruit élevés peuvent altérer la capacité des oiseaux à détecter les signaux d'un danger immédiat, tels que les bruits associés aux mouvements d'un prédateur à l'approche (Barber et al., 2010), et donc avoir un impact important sur le risque de prédation et la valeur sélective des individus.

- **Des effets directs sur le fonctionnement des organismes** (Kight & Swaddle, 2011), et notamment **sur la physiologie du stress** : le bruit d'origine anthropique peut aussi être considéré comme un « événement stressant ». Dans ce cas, si les individus ne sont pas capables d'y faire face, l'exposition répétée aux bruits importants des environnements urbains pourrait conduire à un état de stress chronique (McEwen & Wingfield, 2003; Bonier, 2012; Tennessen et al., 2014). Par exemple, quelques études ont montré que certaines activités humaines bruyantes peuvent être associées à des niveaux basaux de glucocorticoïdes augmentés chez des vertébrés sauvages (Creel et al., 2002; Thiel et al., 2008; Crino et al., 2011; Hayward et al., 2011; Blickley et al., 2012b). Cependant, pour la plupart de ces études, il demeure souvent incertain si ces niveaux élevés sont le résultat de l'exposition au bruit ou d'autres facteurs anthropiques. De même, l'exposition répétée au bruit pourrait également altérer la sensibilité au stress des individus (Bonier, 2012; Crino et al., 2013), et alors réduire leur capacité à faire face à d'autres événements stressants (Buchanan & Partecke, 2012; Angelier & Wingfield, 2013), et donc au final, réduire leur capacité d'adaptation à la vie urbaine. Enfin, les quelques études qui se sont intéressées à ces questions se sont focalisées sur des individus adultes, et à l'heure actuelle, l'impact de la

pollution sonore sur des individus en développement n'a quasiment pas été considérée. Or, les principaux mécanismes physiologiques et comportementaux d'un organisme sont mis en place et modélisés pendant la phase de développement. Les conditions environnementales auxquelles sont exposés les organismes pendant cette phase particulièrement sensible vont donc façonner leur vie future et peuvent avoir des conséquences à long-terme sur leur valeur sélective (Lindström, 1999; Monaghan, 2008). Il apparaît donc important de comprendre quel peut être l'impact du bruit urbain sur l'ontogénie des mécanismes physiologiques des individus.

*Dans cette seconde partie, nous nous sommes intéressés à ces effets potentiellement importants mais peu étudiés de la pollution sonore. Afin de pouvoir comprendre les effets du bruit seul, nous ne pouvions pas utiliser les mêmes approches que dans la première partie puisqu'elles ne permettent pas de totalement isoler un facteur spécifique de l'environnement urbain. Dans cette partie, nous avons donc choisi d'utiliser une **approche expérimentale in natura** (population naturelle) afin de pouvoir tester des hypothèses spécifiques quant à l'impact du bruit d'origine anthropique sur les vertébrés.*

Plus spécifiquement, nous avons expérimentalement exposé des moineaux domestiques sauvages se reproduisant dans des nichoirs dans un site rural (le CEBC) soit à un enregistrement d'un environnement sonore urbain (bruit de trafic routier, moineaux « dérangés »), soit à l'environnement acoustique naturel du site rural (moineaux témoins ou « non dérangés »), pendant toute la saison de reproduction de 2013 (**Figure M**). Et nous nous sommes focalisés sur l'impact d'un tel dérangement sur :

- (1) Le **comportement anti-prédateur** (en mesurant la distance de fuite : distance à laquelle l'oiseau quitte son nid quand un observateur approche) et les **performances de reproduction des parents** (**Article 3**).
- (2) Le **développement phénotypique des poussins**, en mesurant plusieurs paramètres qui sont connus pour affecter la capacité des individus à évoluer plus tard dans leur environnement : taille, condition, **physiologie du stress** (**Article 4**) et **vieillesse cellulaire** (longueur des télomères, **Article 5**).

Approche expérimentale : Impact du bruit urbain pendant la reproduction ?



Figure M : Représentation schématique des différents paramètres examinés dans l'étude expérimentale de l'impact du bruit urbain sur les moineaux pendant leur reproduction. L'Article 1 se focalisera sur les adultes alors que les Articles 4 et 5 s'intéresseront au développement phénotypique des poussins.

2. RÉSUMÉ DES MÉTHODES

Le protocole expérimental et les différentes méthodes utilisées dans cette partie étant décrits dans les différents articles (et notamment bien détaillés dans l'**Article 3**). Je ne les présenterais que brièvement ici.

2.1. Protocole expérimental

Cette étude expérimentale a été conduite pendant la saison de reproduction de 2013 sur une population de moineaux domestiques se reproduisant dans 67 nichoirs installés au Centre d'Études Biologique de Chizé (46°08'50.5''N, 0°25,34.2''W). Afin de modifier de façon expérimentale l'environnement sonore des moineaux, nous avons exposé les nichoirs à deux traitements différents :

▪ **Le traitement expérimental** (moineaux « dérangés ») : 21 nichoirs ont été exposés à la diffusion d'un enregistrement de trafic routier, 6 heures par jours (de 9h à 12h et de 14h à 17h), 7 jours sur 7, pendant toute la saison de reproduction. En effet, le traitement a commencé plusieurs semaines avant que les premiers œufs ne soient pondus et n'a été arrêté qu'une fois la saison de reproduction terminée. Pour diffuser l'enregistrement, nous avons utilisé des iPod shuffle connectés à des enceintes Logitech LS11 : 2 enceintes étaient utilisées pour exposer entre 4 et 5 nichoirs voisins. Elles étaient cachées à environ 3-4 mètres des nichoirs, 1 mètre du sol et orienté vers eux. Nous avons ajusté le volume des enceintes de manière à ce que le niveau (amplitude) de bruit à la position du nichoir soit en moyenne aux alentours de 61 décibels (mesuré grâce à un sonomètre Voltcraft SL-100). *Pour les détails concernant l'enregistrement sonore en lui-même et les différentes mesures réalisées avant l'étude expérimentale afin de déterminer un niveau de bruit urbain de référence (61 décibels) se référer à l'Article 3.*

▪ **Le traitement témoin** (moineaux « non dérangés ») : les 46 nichoirs restants, n'ont été exposés à aucun bruit expérimental, et étaient donc seulement exposés à l'environnement sonore naturel du site rural.

Ces traitements ont permis de modifier l'environnement sonore des moineaux de façon significative : les moineaux nichant dans les nichoirs témoins étaient exposés à des niveaux sonores d'environ 43 décibels, alors que les moineaux se reproduisant dans les nichoirs dérangés étaient exposés à des niveaux d'environ 63 décibels (similaires au niveau de bruit urbain de référence : ~61 décibels ; **Article 3**). De plus, comme les nichoirs dérangés et les nichoirs témoins étaient localisés dans le même site, ce protocole expérimental nous a permis de nous affranchir de l'effet confondant d'autres facteurs environnementaux, puisque en dehors des niveaux sonores ambiants, tous les autres facteurs étaient similaires pour les deux traitements (par exemple : taille et orientation des nichoirs, végétation, ressources alimentaires, pression de prédation etc.).

2.2. Suivi de la reproduction des moineaux

De mars à août 2013, les nichoirs ont été contrôlés tous les deux jours afin de pouvoir connaître les dates de ponte exactes. Si une ponte était repérée, le nichoir sortait du cadre du suivi de routine afin de minimiser le dérangement et nous y revenions uniquement pour relever des paramètres ou mesures précis, à savoir (**Figure N**):

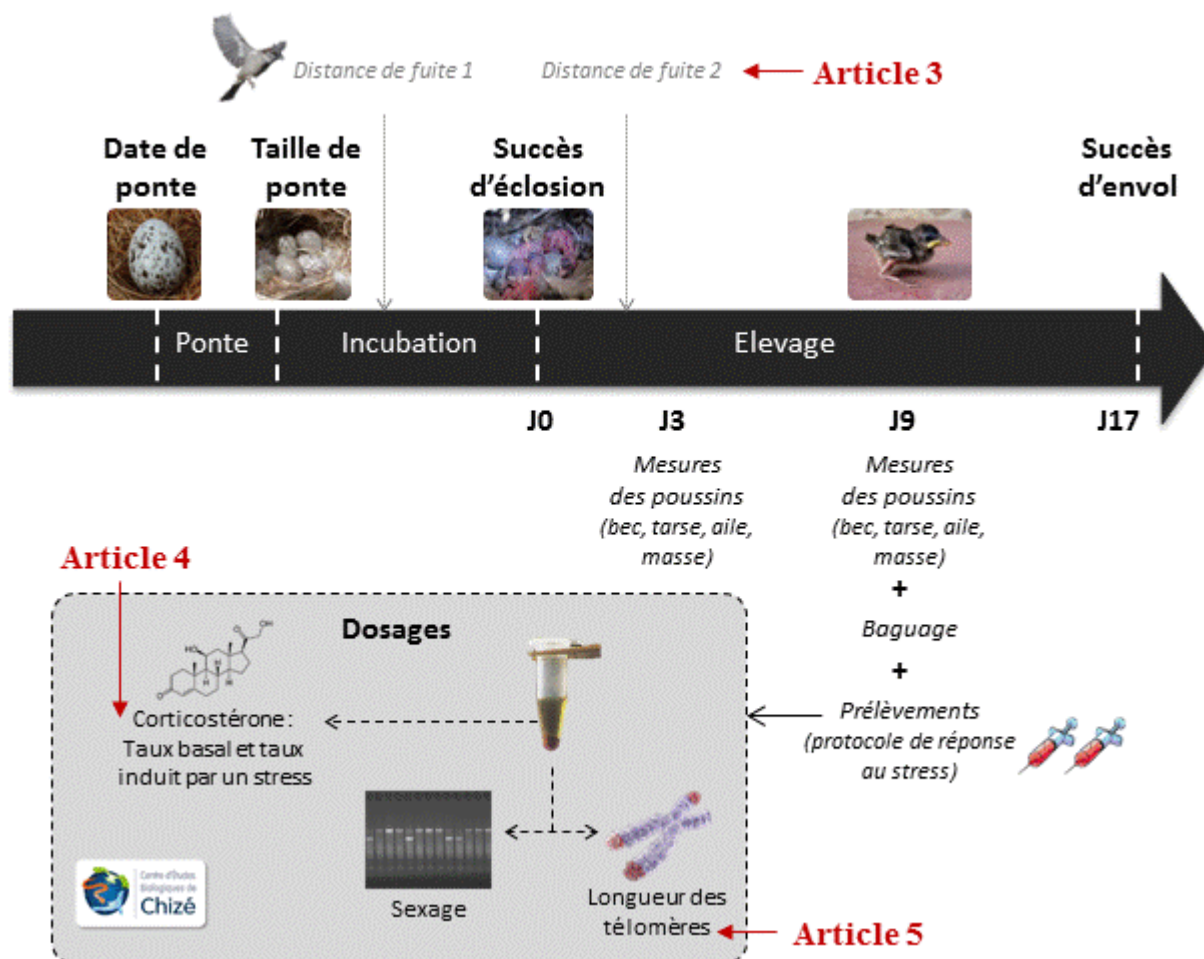


Figure N : Suivi de la reproduction des moineaux dans le cadre de l'étude expérimentale des effets de la pollution sonore.

- **Taille de ponte** (relevée 7 jours après la ponte du premier œuf).
- **Date d'éclosion (J0), taille de la nichée et succès d'éclosion** (relevés 11 jours après la ponte du dernier œuf, et jusqu'à ce que les poussins aient éclos).
- **Mesure et identification des poussins (J3)** : lorsque les poussins avaient 3 jours, ils étaient mesurés (tarse, bec, aile), pesés, et bagués avec une bague couleur afin de pouvoir les identifier.
- **Mesure, prélèvements et baguage (J9)** : lorsque les poussins avaient 9 jours, ils étaient de nouveau mesurés (tarse, bec, aile) et pesés, et leur bague couleur était remplacée par une bague métal fournie par le CRBPO. En plus, deux prélèvements sanguins étaient effectués en suivant un protocole de réponse au stress standardisé : **Article 4** et expliqué dans le Chapitre 1.
- **Succès d'envol (J17)**

De façon important, j'ai toujours réalisé moi-même toutes les mesures morphologiques des moineaux afin d'éviter d'ajouter un biais dû à des différences de mesures entre plusieurs personnes.

**3. IMPACT DE L'EXPOSITION CHRONIQUE A UN BRUIT DE TRAFIC ROUTIER SUR LE
COMPORTEMENT ANTI-PRÉDATEUR ET LES PERFORMANCES DES PARENTS**

ARTICLE 3

**Impact of chronic noise exposure on anti-predator behavior: an
experiment in breeding house sparrows**

Publié dans Behavioral Ecology



Original Article

Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows

Alizée Meillère, François Brischoux, and Frédéric Angelier

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS-Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France

Received 2 September 2014; revised 2 December 2014; accepted 3 December 2014; Advance Access publication 12 January 2015.

Over the last century, expanding urbanization has led to a strong increase in the levels of background noise. This noise pollution has been shown to negatively affect wildlife (e.g., reduced species diversity and density, reduced breeding success), especially birds. Most research addressing the effects of anthropogenic noise has focused on avian communication and, to date, very little is known regarding the impact of chronic noise exposure on nonvocal behavior such as antipredator behavior. Here, we exposed free-living house sparrows (*Passer domesticus*) breeding in nest-boxes to either a playback of traffic noise (disturbed birds) or the rural background noise of the study site (no playback: control birds) during their first breeding attempt. We tested whether one of the female's antipredator behaviors (i.e., flushing distance) was affected by exposure to chronic noise and investigated the impact of chronic noise on reproductive performances. Disturbed females flushed more rapidly than controls, suggesting that birds may compensate for reduced ability to detect predators with increased vigilance. However, we found no significant effect of exposure to chronic noise on reproductive performances. Our findings show, for the first time, that chronic noise exposure can affect the antipredator behavior of a breeding bird.

Key words: anthropogenic noise, antipredator behavior, flushing distance, house sparrow, reproductive performance.

INTRODUCTION

Since the development of cities, urban sprawl has reached unprecedented levels and is expected to continue to increase at an alarming rate (United Nations 2012). Urban areas are highly modified environments, which undergo significant structural changes (e.g., fragmentation, degradation, and loss of natural habitat; Saunders et al. 1991; Marzluff and Ewing 2001), increased disturbances (e.g., noise, light pollution, and human activities; Schlesinger et al. 2008; Barber et al. 2010; Kempenaers et al. 2010), and typically have higher levels of pollution than rural areas (e.g., gases, fine particles, and heavy metals; Roux and Marra 2007; Grimm et al. 2008). Although urban life poses difficult and restrictive conditions that can have detrimental effects on wildlife (McKinney 2002), identifying and understanding causal mechanisms through which urbanization affects biodiversity remains limited because of numerous confounding factors.

Among all the major urban-associated factors, anthropogenic noise has recently received considerable attention. Expanding urbanization has led to an increase in the levels of background noise (Slabbekoorn and Ripmeester 2008), and there is rapidly accumulating evidence that noise pollution can have harmful

effects on wildlife (Warren et al. 2006; Barber et al. 2010) and especially birds because most of their life cycle relies on acoustic communication (Patricelli and Blickley 2006; Kociolek et al. 2011; Slabbekoorn 2013). Indeed, urbanization creates a novel and complex acoustic environment in which high noise level can mask songs and other important avian communication signals (Slabbekoorn and Peet 2003; Fuller et al. 2007; Bermúdez-Cuamatzin et al. 2011; Halfwerk et al. 2011; Leonard and Horn 2012; Arroyo-Solis et al. 2013; Brumm and Zollinger 2013; McLaughlin and Kunc 2013; Proppe et al. 2013; Gil and Brumm 2014). Because birds use acoustic communication to attract mates, to establish social dominance, and to communicate with their brood and partner (Catchpole and Slater 2008), masking these acoustic signals can have a detrimental impact on territorial defense (Mockford and Marshall 2009), mating success (Habib et al. 2007), pair bonds (Swaddle and Page 2007), and reproductive performances (i.e., clutch size and fledging success; Halfwerk et al. 2011). Accordingly, female house sparrows reduce their brood provisioning rate and, therefore, raise fewer chicks when breeding under chronic noise conditions (Schroeder et al. 2012).

Noise pollution may also alter the ability of birds to perceive threats, such as the sound made by an approaching potential predator (Barber et al. 2010). Predation can have dramatic effects on individual

Address correspondence to A. Meillère. E-mail: alizee.meillere@gmail.com.

fitness (direct killing), but it can also have indirect effects on fitness because the perception of predation risk itself may affect reproductive performance (Zanette et al. 2011). For instance, increased predation risk (without predation) indirectly reduces the breeding success of song sparrows (*Melospiza melodia*) by affecting the time-activity budget of parents that spent less time provisioning their brood (Zanette et al. 2011). Furthermore, some authors have suggested that anthropogenic disturbance stimuli, including noise, are similar to predation risk (Gill et al. 1996; Frid and Dill 2002), and thus, urban noise could possibly increase the perceived risk of predation (Owens et al. 2012).

Surprisingly, the influence of anthropogenic noise exposure on the antipredator behavior of breeding birds has not been investigated, to date, and it remains unknown how parents adjust their behavior to the risk of predation when exposed to chronic noise. First, anthropogenic noise could reduce the bird's ability to detect an approaching predator (called hereafter "the reduced detectability hypothesis"). The noise could mask the sound made by the predator's approach (masking effect; Klump 1996; Barber et al. 2010) or provide distracting stimuli and force birds to reallocate some of their finite attention away from predator detection (distracting effect; Chan et al. 2010; Chan and Blumstein 2011; Blumstein 2014). Under this hypothesis, anthropogenic noise would prevent birds from responding to an approaching predator, resulting in a direct fitness cost. Alternatively, breeding birds may compensate for compromised ability to detect predators by lowering their threshold for response ("the increased threat hypothesis"; Owens et al. 2012). For instance, parents could increase their vigilance (i.e., antipredator behavior; Quinn et al. 2006; Rabin et al. 2006) to compensate for lost auditory awareness.

It was within this context that we investigated the effect of chronic anthropogenic noise exposure on antipredator behavior of breeding birds. Specifically, we exposed free-living house sparrows (*Passer domesticus*), breeding in nest-boxes, to either a playback of chronic traffic noise (disturbed birds) or the rural background noise of the study site (no playback: control birds) during their first breeding attempt. First, we tested if house sparrows changed one of their antipredator behaviors when breeding under chronic noise exposure by measuring the flushing distance (i.e., the distance at which the breeding bird leaves the nest when an observer is approaching; Barash 1975; Jiménez et al. 2011), a variable that provides an appropriate indicator of risk-taking by the breeding parent and its susceptibility to disturbance (Beale and Monaghan 2004; Møller 2008; Boukhriis and Selmi 2010; Møller 2014). Then, we tested whether disturbed birds had impaired reproductive performances relative to controls. We predicted that disturbed house sparrows should be less able to perceive an approaching predator and should therefore flush when the observer is closer to their nest (i.e., shorter flushing distance) relative to controls (prediction 1, "the reduced detectability hypothesis"). Alternatively, disturbed sparrows could increase their vigilance and therefore their flushing distance if they compensate for a reduced ability to detect predators by lowering their threshold of response (prediction 2, "the increased threat hypothesis"). Finally, we predicted that disturbed birds should have a lower breeding success than controls because chronic noise should alter the ability of parents to provide appropriate care to their broods (prediction 3).

METHODS

Study population

This study was conducted during the 2013 breeding season in a free-living population of house sparrows breeding in nest-boxes in a rural environment at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (46°09'N, 0°24'W), France (see Leloutre et al. 2014). In the study site, 67 nest-boxes (measuring 27 × 17 × 15 cm) are fixed on

building walls (south- or east-oriented), 3 m above the ground and at an average distance of 2 m from each other. All nest-boxes were checked every 2 days to determine laying dates, clutch sizes, hatching dates, and brood sizes. Most of the birds are color banded at this site, and nest-box owners were identified from their color-band combinations using spotting scopes. The study site is characterized by a low predation pressure although this parameter was not precisely monitored during the study.

Experimental design

Urban noise measurements and traffic noise recording

Prior to the initiation of the study, we measured sound pressure levels in several urban sites where house sparrows breed to determine a reference level of urban noise for the experiment. For this purpose, noise levels have been measured at 6 locations in 2 medium-sized cities (Niort [46°19'N, 0°27'W] and La Rochelle [46°09'N, 1°09'W], France) during 10 surveys (at different hours of the day and different days—weekdays and weekends—chosen randomly for each survey). For each survey, 15 measurements were performed per site using a Voltcraft® SL-200 digital sound meter (Voltcraft, Hirschau, Germany), and we used average noise level from these pilot measurements as urban noise reference level (around 61 dB(A), see below). We recorded traffic noise using a Zoom H4n recorder with onboard stereo condenser microphones (Zoom Corporation, Tokyo, Japan), 5 m from a 4-lane highway near Paris (48°44'52N, 2°11'49E; around 2200 vehicles/h at a speed of approximately 90 km/h). The traffic noise recording consisted of a 2-min-long digital sound file (44.1 kHz sampling rate, 16 bits) that we edited for playback using Audacity 2.0.3 (Free Software Foundation, Boston, MA).

Experimental noise exposure

We experimentally exposed house sparrows breeding in nest-boxes in the rural site to 2 different sound treatments: traffic noise ("disturbed": $N = 21$ nest-boxes) and control (rural background noise: "control": $N = 46$ nest-boxes) during their first breeding attempt (April–July 2013). The traffic noise recording was delivered by an iPod shuffle (Apple Inc., Cupertino, CA) connected to Logitech LS11 stereo speakers (Logitech, Fremont, CA; frequency response 70–20 000 Hz) and was played in a loop 6 h a day (from 9 to 12 AM and from 2 to 5 PM). The speakers were hidden approximately 3–4 m from the nest-boxes (2 speakers for 4–5 neighboring nest-boxes), around 1 m above the ground and oriented toward them. Our experiment, therefore, simulated traffic noise in the vicinity of the nest-box only and did not modify the ambient noise in the whole home range of the sparrows. The volume of the playback was adjusted to our urban noise reference level using the sound level meter at the position of the nest-box (average amplitude around 63 dB(A), see below). The traffic noise exposure produced low frequency noise (see Figure 1 for example of spectrograms and power spectra of background noise at a disturbed and a control nest). Similar to urban noise measurements, we recorded noise levels at the nest-boxes 10 times during the experimental period to characterize differences in the acoustic background between disturbed and control nests. Noise levels measured at the disturbed and control nest-boxes and in urban sites were compared using a 1-way analysis of variance (Anova) and Tukey's Honestly Significant Difference test (Tukey's HSD) as a multiple comparison procedure. Sound treatment produced different noise levels as measured at the nest-boxes (Anova: $F_{2,24} = 153.8$, $P < 0.001$, Figure 2). Noise exposure for disturbed birds was significantly higher than for control birds (Tukey's HSD— $P < 0.001$: disturbed: 63.32 ± 1.65 dB(A), 95%

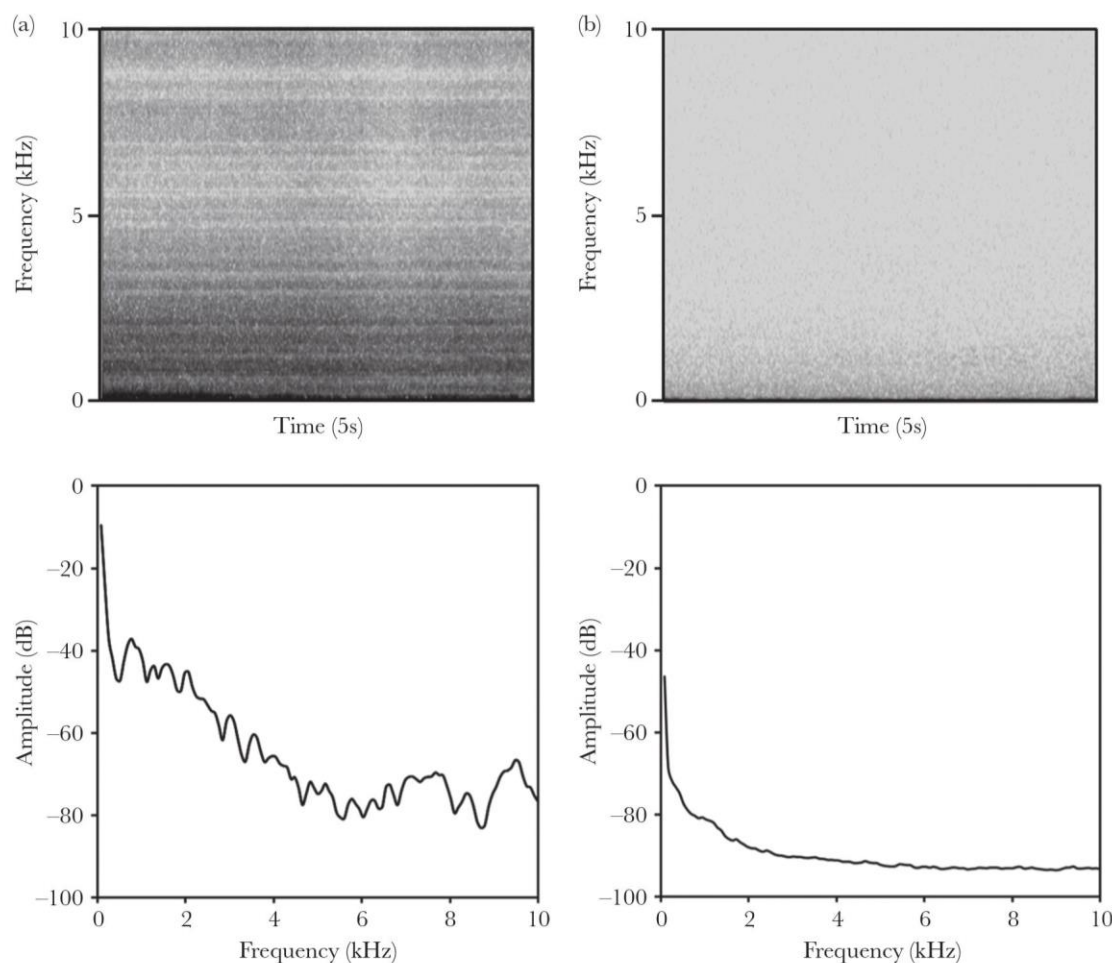


Figure 1

Example of spectrogram and power spectra of 5-s background noise recorded at (a) a disturbed nest and (b) a control nest. Darker colors on the spectrogram indicate higher amplitude. Disturbed nests were exposed to the traffic noise recording that produced low frequency sound (concentration of energy below 2 kHz). Control nests were only exposed to the rural background noise of the study site (main source of noise: wind, birds, and insects). Spectrograms and power spectra were produced using Audacity 2.0.3.

confidence interval [CI]: 61.07–65.56 dB(A); controls: 43.04 ± 0.47 dB(A), 95% CI: 41.46–44.63 dB(A)) but similar to the noise level experienced by birds breeding in urban environments (Tukey's HSD— $P = 0.45$: urban: 61.35 ± 1.21 dB(A), 95% CI: 58.93–63.78 dB(A)). Disturbed and control nest-boxes were located in the same site, limiting the confounding effect of other environmental factors. Except for the level of background noise, all other factors were similar among the monitored nests (e.g., size, height, and orientation of the nest-boxes; vegetation; access to food; human activity; and predation pressure), and thus, the effects of noise were likely separated from other confounding variables.

Flushing distance measurements

Twenty-one nest-boxes were occupied and, thus, monitored, during this experiment (“disturbed nests”: $N = 7$; “control nests”: $N = 14$). The sound treatments started on the 1 April 2013, before sparrows had begun to build their nest (settlement dates: mean \pm standard error [SE]: 19 April 2013 ± 3 days) and started laying eggs (laying dates: mean \pm SE: 6 May 2013 ± 3 days). For each nest, we experimentally evaluated 1 antipredator behavioral response of parents by measuring the flushing distance in response to human approach (Barash 1975). Contrary to other species (see McIntyre et al. 2014 for an example),

female house sparrows do not adopt any obvious behavior to defend their nest after they flush (Anderson 2006). The flushing distance was used as a metric to quantify sparrow's response to sound treatment. Flushing behavior is known to depend on various factors such as the sex of the breeding adult, the reproductive stage, and the time of the breeding season (Boukhriess and Selmi 2010). Thus to avoid confounding effects, we only recorded female flushing distance during their first breeding attempt. Behavioral observations of females were performed twice during the breeding period while the traffic noise recording was played (between 9 and 12 AM): in early incubation (first 5 days after clutch completion) and early brooding (first 3 days after hatching). An observer walked slowly and silently toward the nest-box starting at least 30 m away. When the female flushed from the nest-box, the distance between the observer and the nest was measured to the nearest 1 m. To avoid bias due to multiple observers, all flushing distances were recorded by the same person (A.M.).

Data analysis

All statistical analyses were performed with R 3.1.0 (R Core Team 2014). First, we used Pearson's chi-squared test to test the influence of the sound treatment on nest-box occupancy rates. Differences in clutch size and laying date among disturbed and control nests were

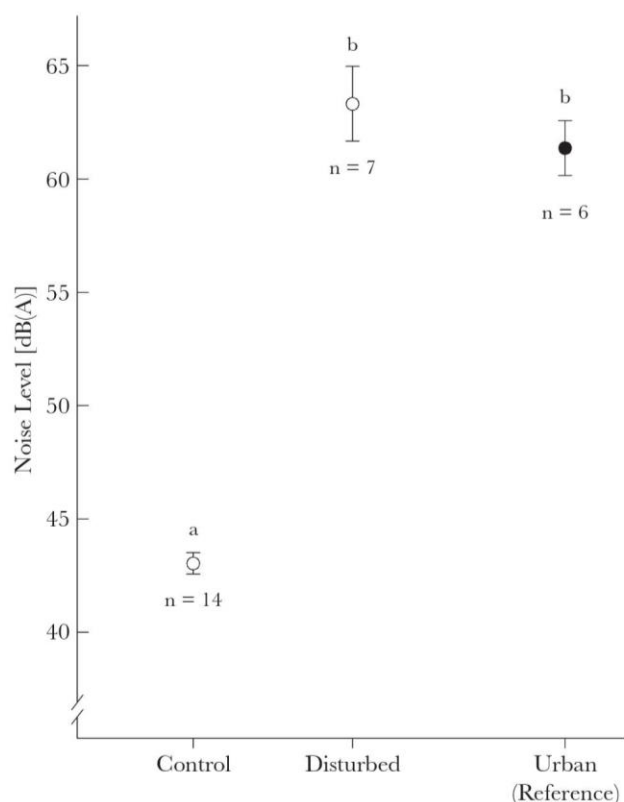


Figure 2

Mean (\pm SE) noise level (dB(A)) measured at nest-boxes in the 2 sound treatments (white circles) and in urban areas (black circle). Differing letters indicate statistical difference (Tukey's HSD test).

tested using the Wilcoxon–Mann–Whitney test and Student's *t*-test, respectively. Second, we used linear mixed models to examine the effects of noise exposure on female's flushing behavior (normal errors and identity link function). Because flushing distance was recorded twice during the breeding period, we included bird identity as a random factor to control for temporal pseudoreplication. We tested an effect of “sound treatment” (disturbed birds vs. controls), breeding “stage” (early incubation vs. early brooding), and their interaction on flushing distance of breeding females. Because flushing distance of breeding birds can be influenced by the reproductive value of current reproduction (Forbes et al. 1994; Albrecht and Klvaňa 2004), we then used generalized linear models (normal errors and identity link function) separately for each breeding stage to assess the effects of clutch and brood size on flushing distance. We, therefore, tested an effect of “sound treatment” (disturbed birds vs. controls), “clutch size” for incubating birds (or “brood size” for chick-rearing birds), and their interaction on flushing distance of breeding females. Flushing distances were $\log_{10}(X + 1)$ transformed to ensure the normality of model residuals, but we present nontransformed values to facilitate interpretation. Finally, we used generalized linear models (binomial errors and logit link function) to examine the effects of noise exposure on female's breeding success: hatching success (proportion of eggs that hatched) and fledging success (proportion of chicks that fledged). We tested an effect of “sound treatment” (disturbed birds vs. controls), “clutch size” (or “brood size”), and their interaction on female's hatching and fledging success, respectively.

We used an information-theoretic approach to select the best models (Burnham and Anderson 2002). Criteria used in model selection included the Akaike's information criterion corrected for

small sample size (AICc), the difference in AICc between each candidate model, and the model with the lowest AICc (Δ AICc) and Akaike weights (wi). The best model was taken to be the one with the smallest AICc, and other models with Δ AICc < 2 were considered as receiving strong support (Burnham and Anderson 2002; Burnham et al. 2011). Akaike weights represent the relative likelihood of a model and indicate the probability that the model is the best among the whole set of models considered. To test the strength of the variables, we also calculated each variable's relative importance (VI) by summing the AICc weights of all models, which included that variable (Burnham and Anderson 2002). Selected models were finally checked for assumptions (constancy of variance and residual normality) and parameters' estimates (\pm SE), and 95% CIs were given for models with the highest AICc weight.

RESULTS

Occupancy, laying date, and clutch size

Occupancy rates were similar among the 2 sound treatments (Pearson's chi-squared test: $\chi^2_1 = 0.08$, $P = 0.77$). Clutch size did not differ between control and disturbed birds (Wilcoxon–Mann–Whitney test: $Z = -1.12$, $P = 0.27$), and laying dates were also similar among the 2 sound treatments (*t*-test: $t = 0.88$, $P = 0.39$).

Effect of chronic noise exposure on female's flushing distance

Variation in female's flushing distance was best explained by the sound treatment (Table 1, VI = 0.998). Sound treatment was included in the 3 best fitting models, suggesting a strong effect of noise exposure on female flushing distance. Overall, flushing distances of disturbed females were significantly increased (Table 1: parameter estimates; disturbed birds: 9.41 ± 1.46 m, controls birds: 2.80 ± 0.50 m). Flushing distance was, however, not affected by the breeding stage (Table 1, VI = 0.396). Although the second best model includes this variable and has a relatively high AICc weight, flushing distance did not significantly differ between incubating and brooding birds (parameter estimates [log]—brooding vs. incubating: 0.01 ± 0.07 [CI: -0.14 to 0.15], $t = 0.11$, $P = 0.92$; incubation: 5.63 ± 1.35 m; brooding: 4.37 ± 0.69 m).

When breeding stages were analyzed separately, variation in female's flushing distance was also best explained by the sound treatment (Table 2a and b, VI = 0.994 and 0.943, respectively). Flushing distance of incubating disturbed females was significantly increased in comparison to controls (Table 2a: parameter estimates, Figure 3a). There was also a significant positive effect of sound treatment on flushing distance of brooding females (Table 2b: parameter estimates, Figure 3b). Although the second best models include either the clutch or the brood size and have relatively high AICc weights (Table 2a and b, VI = 0.405 and 0.361, respectively), flushing distance was not influenced by the clutch (parameter estimates [log]: 0.12 ± 0.09 [CI: -0.07 to 0.31], $t = 1.32$, $P = 0.20$) or the brood size (parameter estimates [log]: 0.01 ± 0.05 [CI: -0.11 to 0.12], $t = 0.13$, $P = 0.90$).

Effect of chronic noise exposure on female's breeding performances

Although the model with the lowest AICc includes sound treatment as a variable (Table 3a, VI = 0.572), this model was only very slightly better than the null model (Δ AICc = 0.20), indicating that very little variance in hatching success was explained by the sound treatment. The proportion of eggs that hatched did not significantly differ between disturbed and control birds (Figure 4a, parameter estimates

Table 1**Model selection using the AICc to determine the best model explaining variation in (log transformed) flushing distance of female house sparrows**

Model	<i>K</i>	Log likelihood	AICc	Δ AICc	wi
Sound treatment	2	-4.23	17.5	0	0.603
Sound treatment, Stage, Sound treatment \times Stage	4	-2.54	19.5	1.94	0.229
Sound treatment, Stage	3	-4.23	20.1	2.57	0.166
Null model	1	-11.41	29.5	11.92	0.002
Stage	2	-11.41	31.9	14.35	0.000
Selected model	Parameter	Estimate \pm SE	<i>t</i>	<i>P</i>	CI
Sound treatment	Intercept	0.48 \pm 0.06	7.86	<0.001	0.36–0.61
	Sound treatment (disturbed)	0.47 \pm 0.10	4.43	<0.001	0.25–0.69

All models (linear mixed models) include bird identity as a random factor. The 5 most competitive models are represented and ranked according to their AICc (selected model in bold). *K* indicates the number of parameters. The second part of the table includes the parameter estimates and 95% CIs for the selected model.

Table 2**Model selection using the AICc to determine the best model explaining variation in (log transformed) flushing distance of female house sparrows for the (a) incubation stage and (b) brooding stage**

Model	<i>K</i>	Log likelihood	AICc	Δ AICc	wi
(a) Early incubation					
Sound treatment	2	-4.19	15.8	0.00	0.593
Sound treatment, Clutch size	3	-3.21	16.9	1.14	0.336
Sound treatment, Clutch size, Sound treatment \times Clutch size	4	-3.09	20.2	4.39	0.066
Clutch size	2	-9.34	26.1	10.29	0.003
Null model	1	-11.07	26.8	11.02	0.002
Selected model	Parameter	Estimate \pm SE	<i>t</i>	<i>P</i>	CI
Sound treatment	Intercept	0.44 \pm 0.08	5.27	<0.001	0.26–0.61
	Sound treatment (disturbed)	0.60 \pm 0.14	4.19	<0.001	0.30–0.90
(b) Early brooding					
Sound treatment	2	0.26	6.9	0.00	0.594
Sound treatment, Brood size, Sound treatment \times Brood size	4	2.57	8.9	1.97	0.221
Sound treatment, Brood size	3	0.27	10.0	3.07	0.128
Null model	1	-3.69	12.1	5.17	0.045
Brood size	2	-3.65	14.7	7.83	0.012
Selected model	Parameter	Estimate \pm SE	<i>t</i>	<i>P</i>	CI
Sound treatment	Intercept	0.53 \pm 0.07	7.9	<0.001	0.39–0.67
	Sound treatment (Disturbed)	0.34 \pm 0.12	2.95	<0.01	0.10–0.59

The 5 most competitive models (generalized linear models) are represented and ranked according to their AICc (selected models in bold). *K* indicates the number of parameters. Parameter estimates and 95% CIs are given for the selected models.

[logits]—disturbed vs. control: -1.22 ± 0.76 [CI: -2.86 to 0.25], $z = -1.60$, $P = 0.11$). The model including clutch size as a predictor has a much larger AICc than the null model, suggesting that there was no effect of clutch size on hatching success (Table 3a, VI = 0.313).

Two models with similar AICc were identified as the best models to explain female's fledging success (Table 3b). Both models include brood size as a variable (VI = 0.999), and fledging success was significantly affected by the number of chicks at hatching (Table 3b: parameter estimates), with the proportion of chicks that fledged decreasing with increasing brood size. Although the second best model includes sound treatment as a variable and has a relatively high AICc weight (Table 3b, VI = 0.543), female's fledging success did not significantly differ between disturbed and control birds (Table 3b: parameter estimates, Figure 4b).

DISCUSSION

In this study, we experimentally showed for the first time that anthropogenic noise can affect one antipredator behavior of

a wild bird species during the parental phase. Contrary to the “reduced detectability hypothesis” (prediction 1, Chan et al. 2010; Chan and Blumstein 2011; Blumstein 2014), we found that parent house sparrows increased their flushing distance when breeding under chronic noise. This suggests that chronic noise raised the perceived level of threat and that disturbed sparrows increased their vigilance in order to compensate for reduced ability to detect predators (the “increased threat hypothesis,” prediction 2, Quinn et al. 2006; Rabin et al. 2006; Owens et al. 2012). Surprisingly, despite this large impact of chronic noise exposure on behavior and contrary to previous studies (Halfwerk et al. 2011; Hayward et al. 2011; Kight et al. 2012; Schroeder et al. 2012), we did not find any significant effect of our noise manipulation on the reproductive performances of female house sparrows. This suggests that the impact of chronic noise exposure on breeding success may also depend on other ecological parameters. Importantly, this also suggests that important changes in antipredator behavior may not always affect reproductive performances in wild birds.

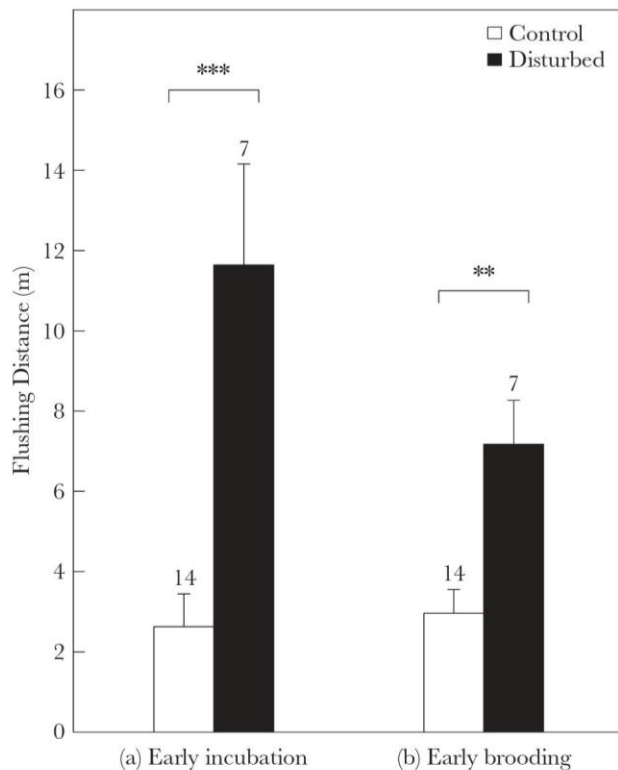


Figure 3

Effect of noise exposure on female's flushing distance at the (a) early incubation and (b) early brooding stages. Significant effects of experimental treatment are symbolized: ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Vertical bars denote SE and numbers above bars indicate sample size.

Impact of chronic noise exposure on the initiation of reproduction

Anthropogenic noise has been shown to reduce avian reproductive performance, and several hypotheses, mostly related to signal masking, have been suggested to explain the possible mechanisms leading to this reduced fitness (Halfwerk et al. 2011; Schroeder et al. 2012). Among these hypotheses, many rely on an effect of noise exposure on the early steps of the reproduction (i.e., establishment of a breeding territory, pairing success). For instance, some studies have shown that breeding pairs avoid establishing their breeding territory in areas exposed to a chronic noise because they probably perceive such a disturbed territory as being of poor quality (Reijnen and Foppen 1994; Habib et al. 2007; Francis et al. 2009). This was apparently not the case in our experiment as we found similar occupancy rates between the 2 sound treatments. Although low-quality and/or less experienced birds could have been excluded from control nest-boxes by high-quality and/or experienced sparrows (Habib et al. 2007), this seems unlikely because many undisturbed nest-boxes remained unoccupied. Noise may also interfere with female's acoustic assessment of mate quality and, as a result, females may reduce their parental investment (e.g., breed later, allocate less energy to the eggs; Holveck and Riebel 2010; Halfwerk et al. 2011). In our study, we did not report any difference in laying date and clutch size between disturbed and control nests, suggesting that pairing success and females' initial reproductive investment were not significantly affected by our experimental noise exposure.

Impact of chronic noise exposure on flushing distance

According to our hypotheses, we found a strong and highly significant behavior effect of our experimental treatment on females' flushing distance. In our experiment, the observer could not be totally blind because he could hear the sound treatment while measuring the flushing distance. However, we found an important difference in flushing distance between disturbed and control birds (incubation stage: 11.64 ± 2.52 m for the disturbed birds vs. 2.63 ± 0.82 m for the control birds; brooding stage: 7.18 ± 1.09 m for the disturbed birds vs. 2.96 ± 0.60 m for the control birds), and this magnitude was too important to be linked only to an observer bias. Furthermore, the control nest-boxes were only exposed to the natural ambient background noise of the study site and did not receive a playback. Thus, one could argue that the sound treatment was potentially confounded by the presence of the loudspeaker and playback device and that this alone might have affected flushing behaviors. However, we are confident that this was not the case in our experimental design for the following reasons: First, the speakers were not directly visible in the environment of the disturbed nest-boxes. They were placed in order to minimize disturbance effect while producing an acoustic environment equivalent in amplitudes for all the nest-boxes in the area. Second, the sound treatment started before sparrows had begun to build their nest. Therefore, the speakers could not be considered as novel and distracting objects as the sparrows were used to them since they settled.

We found that female house sparrows increased their flushing distance when exposed to noise, supporting the "increased threat hypothesis" (prediction 2). Because anthropogenic noise can interfere with the ability of an individual to detect an approaching danger and can increase the perceived level of threat (Gill et al. 1996; Frid and Dill 2002; Barber et al. 2010; Owens et al. 2012), females may have responded to the traffic noise exposure by increasing their vigilance behavior to compensate for lost auditory awareness. Because of this increased vigilance, female house sparrows may then have detected the observer earlier than controls despite a louder background noise. This would explain their increased flushing distance (the "flush early to avoid the rush" theory, Blumstein 2010; Samia et al. 2013). Such impact of background noise on antipredator behavior has also been reported in foraging chaffinches (*Fringilla coelebs*), which increased the time spent to predator detection when foraging in a noisy environment (Quinn et al. 2006). Importantly, our results do not support the "reduced detectability hypothesis" (prediction 1, Chan et al. 2010; Chan and Blumstein 2011; Blumstein 2014) because experimental sparrows did not decrease their flushing distance relative to controls. This suggests that an increase of background noise (up to 60–70 dB(A)) does not totally preclude house sparrows from perceiving an approaching predator.

Interestingly, we found that both incubating and brooding female house sparrows increased their flushing distance when exposed to noise. Moreover, the flushing distance of incubating birds did not differ from that of brooding birds in both groups. This result demonstrates that the effect of chronic noise exposure on flushing distance is apparent during the whole parental phase and is not limited to the first days of chronic noise exposure when individuals are confronted to a noisy situation. The lack of difference between flushing by incubators and brooders also demonstrates that, in our study, female sparrows did not habituate to the flushing distance protocol throughout the study period.

Table 3
Model selection using the corrected version of AICc to determine the best model explaining (a) female’s hatching success (proportion of eggs that hatched) and (b) fledging success (proportion of chicks that fledged)

Model	<i>K</i>	Log likelihood	AICc	ΔAICc	wi
(a) Hatching success					
Sound treatment	2	−14.14	32.9	0.00	0.361
Null model	1	−15.47	33.1	0.20	0.326
Sound treatment, Clutch size	3	−13.79	35.0	2.05	0.130
Clutch size	2	−15.40	35.5	2.53	0.102
Sound treatment, Clutch size, Sound treatment × Clutch size	4	−12.71	35.9	2.98	0.081
(b) Fledging success					
Brood size	2	−23.65	52.0	0.00	0.457
Sound treatment, Brood size	3	−22.36	52.1	0.16	0.422
Sound treatment, Brood size, Sound treatment × Brood size	4	−22.06	54.6	2.65	0.121
Null model	1	−33.94	70.1	18.12	0.000
Sound treatment	2	−32.98	70.6	18.66	0.000
Selected models	Parameter	Estimate ± SE	<i>z</i>	<i>P</i>	CI
Brood size	Intercept	5.82 ± 1.95	2.98	<0.01	2.36 to 10.17
	Brood size	−1.74 ± 0.47	−3.68	<0.001	−2.80 to −0.91
Sound treatment, Brood size	Intercept	6.25 ± 2.03	3.08	<0.01	2.68 to 10.79
	Sound treatment (disturbed)	−1.12 ± 0.73	−1.52	0.13	−2.73 to 0.23
	Brood size	−1.74 ± 0.47	−3.68	<0.001	−2.81 to −0.92

The 5 most competitive models (generalized linear models) are represented and ranked according to their AICc (selected models in bold). *K* indicates the number of parameters. Parameter estimates and 95% CIs are given for the selected models of fledging success.

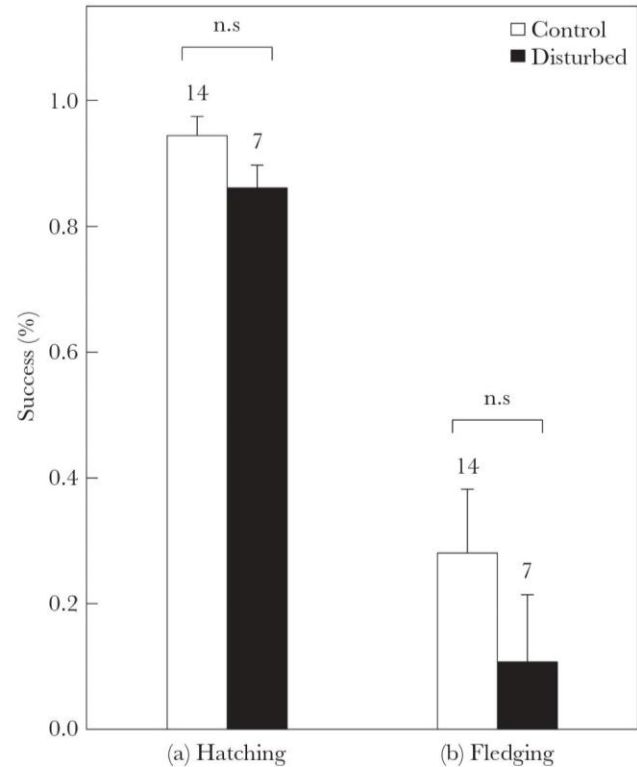


Figure 4
Effect of noise exposure on female’s (a) hatching and (b) fledging success. Vertical bars denote SE and numbers above bars indicate sample size. “n.s” indicates nonsignificant differences in our variable of interest (hatching or fledging success) between disturbed and control birds (generalized linear models with binomial errors and logit link function).

Surprisingly, this result is not entirely consistent with an important prediction of the parental investment theory (Barash 1975; Roff 1992; Stearns 1992; Albrecht and Klvana 2004). Indeed, parental investment, and therefore, risk-taking behavior should be influenced by a broods’ current reproductive value (Seltmann et al. 2012). Thus, flushing distance should decrease as breeding stage progresses (from incubation to brooding) because the reproductive value of the current breeding episode increases with time. For the same reasons, flushing distance should decrease with increasing clutch and brood size (Forbes et al. 1994; Albrecht and Klvana 2004). Contrary to this, our results suggest that the relationship between flushing distance and parental investment may not be so obvious in natural conditions because flushing distance probably depends on many other variables (e.g., environment, Lima and Dill 1990, this study; individual quality, Møller 2014) that may mask this relationship.

Impact of chronic noise exposure on breeding performances

One would expect our experiment to induce reduced breeding success because increased vigilance may alter parental behavior (Lima 2009). Although vigilance behavior can improve survival by reducing risk-taking in parents (Møller 2014), this behavior requires much time, and increased vigilance is done at the expense of other activities, such as foraging or parental care (Brick 1998; Caro 2005). For instance, the presence of a predator is not only associated with increased vigilance but also with an important reduction in chick provisioning in passerines (Whittingham et al. 2004; Fontaine and Martin 2006; Fernández-Juricic et al. 2007; Tilgar et al. 2011; Pascual and Senar 2013). Although we were not able to measure parental behavior (incubation commitment

and chick provisioning), we predicted that an increased flushing distance and a chronic exposure to anthropogenic noise should have decreased the time spent incubating the eggs or provisioning the chicks and, therefore, should have resulted in reduced breeding success. Surprisingly, reproductive performances did not differ between disturbed and control birds. How can we explain this similarity in breeding success between disturbed and control sparrows? First, the frequency of predator attack may interact with flushing distance to affect reproductive performances. Although we found that experimental birds flushed earlier than controls when confronted with a risk of predation, the actual cost of flushing earlier may only be apparent when individuals are frequently and repeatedly confronted with a potential predation risk while the predation pressure and human disturbance are very low in our study site. Therefore, female sparrows may have flushed from their nest only on a few occasions during the study period, and overall, incubation commitment and chick provisioning may not have differed enough between treatments to induce a significant effect on reproductive performance. Second, the year of study was characterized by very poor conditions for European passerines (low temperatures and high precipitations) and, therefore, by delayed breeding and reduced breeding success (Gładalski et al. 2014). Most chicks were in very poor conditions, and breeding success was very low at our site (Figure 4). These extreme environmental conditions may have obscured a potential relationship between flushing distance and reproductive performance because all chicks—experimental and control—may have suffered from these conditions.

More generally, our study shows that chronic noise exposure can dramatically affect the behavior of a breeding bird species, independently from direct interference on acoustic communication. However, contrary to our predictions, disturbed females displayed similar breeding success to controls. Although we did not detect a direct effect of anthropogenic noise on the parameters we examined, exposure to chronic noise may have subtly affected nestlings during their development (e.g., physiology, Crino et al. 2013; begging calls, Leonard and Horn 2008). Future experiments are, therefore, needed to investigate whether chronic noise exposure affects nestling phenotype.

FUNDING

This work was supported by the Fyssen Foundation (grant to F.A.) and by the Centre National de la Recherche Scientifique. A.M. was supported by a grant from the “Région Poitou-Charentes” and the “Conseil Général des Deux-Sèvres.”

We are grateful to G. Gouchet and L. Sourisseau for their help in the field. We also thank B. Wong and 3 anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript. We thank J.K. Grace for improving the English and L. Hardouin for his help with sound analysis.

Handling editor: Bob Wong

REFERENCES

- Albrecht T, Klvana P. 2004. Nest crypsis, reproductive value of a clutch and escape decisions in incubating female mallards *Anas platyrhynchos*. *Ethology*. 110:603–613.
- Anderson TR. 2006. Biology of the ubiquitous house sparrow, from genes to populations. Oxford: Oxford University Press.
- Arroyo-Solis A, Castillo JM, Figueroa E, Lopez-Sanchez JL, Slabbekoorn H. 2013. Experimental evidence for an impact of anthropogenic noise on dawn chorus timing in urban birds. *J Avian Biol*. 44:288–296.
- Barash DP. 1975. Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the Alpine Accentor. *Wilson Bull*. 87:367–373.
- Barber JR, Crooks KR, Fristrup KM. 2010. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends Ecol Evol*. 25:180–189.
- Beale CM, Monaghan P. 2004. Behavioural responses to human disturbance: a matter of choice? *Anim Behav*. 68:1065–1069.
- Bermúdez-Cuamatzin E, Ríos-Chelén AA, Gil D, García CM. 2011. Experimental evidence for real-time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. *Biol Lett*. 7:36–38.
- Blumstein DT. 2010. Flush early and avoid the rush: a general rule of anti-predator behavior? *Behav Ecol*. 21:440–442.
- Blumstein DT. 2014. Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds. In: Gil D, Brumm H, editors. *Avian urban ecology: behavioural and physiological adaptations*. Oxford: Oxford University Press. p. 41–53.
- Boukhriess J, Selmi S. 2010. Risk-taking by incubating rufous bush robins *Cercotrichas galactotes*: season-dependent incubation stage effect. *J Ethol*. 28:331–337.
- Brick O. 1998. Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Anim Behav*. 56:309–317.
- Brumm H, Zollinger SA. 2013. Avian vocal production in noise. In: Brumm H, editor. *Animal communication and noise*. Berlin (Germany): Springer-Verlag. p. 187–227.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York: Springer.
- Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol*. 65:23–35.
- Caro T. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Catchpole CK, Slater PJ. 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge (UK): Cambridge University Press.
- Chan AAY-H, Blumstein DT. 2011. Attention, noise, and implications for wildlife conservation and management. *Appl Anim Behav Sci*. 131:1–7.
- Chan AAY-H, Giraldo-Perez P, Smith S, Blumstein DT. 2010. Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis. *Biol Lett*. 6:458–461.
- Crino OL, Johnson EE, Blickley JL, Patricelli GL, Breuner CW. 2013. Effects of experimentally elevated traffic noise on nestling white-crowned sparrow stress physiology, immune function and life history. *J Exp Biol*. 216:2055–2062.
- Fernández-Juricic E, Beauchamp G, Bastain B. 2007. Group-size and distance-to-neighbour effects on feeding and vigilance in brown-headed cowbirds. *Anim Behav*. 73:771–778.
- Fontaine JJ, Martin TE. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecol Lett*. 9:428–434.
- Forbes M, Clark R, Weatherhead P, Armstrong T. 1994. Risk-taking by female ducks—intraspecific and interspecific tests of nest defense theory. *Behav Ecol Sociobiol*. 34:79–85.
- Francis CD, Ortega CP, Cruz A. 2009. Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Curr Biol*. 19:1415–1419.
- Frid A, Dill L. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv Ecol*. 6:11.
- Fuller RA, Warren PH, Gaston KJ. 2007. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biol Lett*. 3:368–370.
- Gil D, Brumm H. 2014. Acoustic communication in the urban environment: patterns, mechanisms, and potential consequences of avian song adjustments. In: Gil D, Brumm H, editors. *Avian urban ecology: behavioural and physiological adaptations*. Oxford: Oxford University Press. p. 69–83.
- Gill JA, Sutherland WJ, Watkinson AR. 1996. A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *J Appl Ecol*. 33:786–792.
- Gładalski M, Bańbura M, Kaliński A, Markowski M, Skwarska J, Wawrzyniak J, Zieliński P, Bańbura J. 2014. Extreme weather event in spring 2013 delayed breeding time of Great Tit and Blue Tit. *Int J Biometeorol*. 58:2169–2173.
- Grimm NB, Foster D, Groffman P, Grove JM, Hopkinson CS, Nadelhoffer KJ, Pataki DE, Peters DP. 2008. The changing landscape: ecosystem responses to urbanization and pollution across climatic and societal gradients. *Front Ecol Environ*. 6:264–272.
- Habib L, Bayne EM, Boutin S. 2007. Chronic industrial noise affects pairing success and age structure of ovenbirds *Seiurus aurocapilla*. *J Appl Ecol*. 44:176–184.
- Halfwerk W, Holleman IJM, Lessells C, Slabbekoorn H. 2011. Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *J Appl Ecol*. 48:210–219.

- Hayward LS, Bowles AE, Ha JC, Wasser SK. 2011. Impacts of acute and long-term vehicle exposure on physiology and reproductive success of the northern spotted owl. *Ecosphere*. 2:art65.
- Holveck MJ, Riebel K. 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. *Proc R Soc B Biol Sci*. 277:153–160.
- Jiménez G, Lemus JA, Meléndez L, Blanco G, Laiolo P. 2011. Dampened behavioral and physiological responses mediate birds' association with humans. *Biol Conserv*. 144:1702–1711.
- Kempenaers B, Borgström P, Loës P, Schlicht E, Valcu M. 2010. Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Curr Biol*. 20:1735–1739.
- Kight CR, Saha MS, Swaddle JP. 2012. Anthropogenic noise is associated with reductions in the productivity of breeding Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*). *Ecol Appl*. 22:1989–1996.
- Klump GM. 1996. Bird communication in the noisy world. In: Kroodsma DE, Miller EH, editors. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca (NY): Cornell University Press. p. 321–338.
- Kociolek AV, Clevenger AP, St Clair CC, Proppe DS. 2011. Effects of road networks on bird populations. *Conserv Biol*. 25:241–249.
- Leloutre C, Gouzerh A, Angelier F. 2014. Hard to fly the nest: a study of body condition and plumage quality in house sparrow fledglings. *Curr Zool*. 60:449–459.
- Leonard ML, Horn AG. 2008. Does ambient noise affect growth and begging call structure in nestling birds? *Behav Ecol*. 19:502–507.
- Leonard ML, Horn AG. 2012. Ambient noise increases missed detections in nestling birds. *Biol Lett*. 8:530–532.
- Lima S, Dill L. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation—a review and prospectus. *Can J Zool*. 68:619–640.
- Lima SL. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol Rev*. 84:485–513.
- Marzluff JM, Ewing K. 2001. Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restor Ecol*. 9:280–292.
- McIntyre E, Leonard ML, Horn AG. 2014. Ambient noise and parental communication of predation risk in tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Anim Behav*. 87:85–89.
- McKinney ML. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience*. 52:883–890.
- McLaughlin KE, Kunc HP. 2013. Experimentally increased noise levels change spatial and singing behaviour. *Biol Lett*. 9:20120771.
- Mockford EJ, Marshall RC. 2009. Effects of urban noise on song and response behaviour in great tits. *Proc R Soc B Biol Sci*. 276:2979–2985.
- Møller AP. 2008. Flight distance and population trends in European breeding birds. *Behav Ecol*. 19:1095–1102.
- Møller AP. 2014. Life history, predation and flight initiation distance in a migratory bird. *J Evol Biol*. 27:1105–1113.
- Owens JL, Stec CL, O'Hatnick A. 2012. The effects of extended exposure to traffic noise on pair social and risk-taking behavior. *Behav Process*. 91:61–69.
- Pascual J, Senar JC. 2013. Differential effects of predation risk and competition over vigilance variables and feeding success in Eurasian Siskins (*Carduelis spinus*). *Behaviour*. 150:1665–1687.
- Patricelli GL, Blickley JL. 2006. Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *Auk*. 123:639–649.
- Proppe DS, Sturdy CB, St Clair CC. 2013. Anthropogenic noise decreases urban songbird diversity and may contribute to homogenization. *Global Change Biol*. 19:1075–1084.
- Quinn JL, Whittingham MJ, Butler SJ, Cresswell W. 2006. Noise, predation risk compensation and vigilance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *J Avian Biol*. 37:601–608.
- R Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing.
- Rabin LA, Coss RG, Owings DH. 2006. The effects of wind turbines on antipredator behavior in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Biol Conserv*. 131:410–420.
- Reijnen R, Foppen R. 1994. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. I. Evidence of reduced habitat quality for willow warblers (*Phylloscopus trochilus*) breeding close to a highway. *J Appl Ecol*. 31:85–94.
- Roff DA. 1992. *Evolution of life histories: theory and analysis*. New York: Chapman & Hall.
- Roux KE, Marra PP. 2007. The presence and impact of environmental lead in passerine birds along an urban to rural land use gradient. *Arch Environ Contam Toxicol*. 53:261–268.
- Samia DS, Nomura F, Blumstein DT. 2013. Do animals generally flush early and avoid the rush? A meta-analysis. *Biol Lett*. 9:20130016.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol*. 5:18–32.
- Schlesinger MD, Manley PN, Holyoak M. 2008. Distinguishing stressors acting on land bird communities in an urbanizing environment. *Ecology*. 89:2302–2314.
- Schroeder J, Nakagawa S, Cleasby IR, Burke T. 2012. Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS One*. 7:e39200.
- Selmann MW, Öst M, Jaatinen K, Atkinson S, Mashburn K, Hollmén T. 2012. Stress responsiveness, age and body condition interactively affect flight initiation distance in breeding female eiders. *Anim Behav*. 84:889–896.
- Slabbekoorn H. 2013. Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Anim Behav*. 85:1089–1099.
- Slabbekoorn H, Peet M. 2003. Ecology: birds sing at a higher pitch in urban noise—Great tits hit the high notes to ensure that their mating calls are heard above the city's din. *Nature*. 424:267–268.
- Slabbekoorn H, Ripmeester EA. 2008. Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. *Mol Ecol*. 17:72–83.
- Stearns SC. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Swaddle JP, Page LC. 2007. High levels of environmental noise erode pair preferences in zebra finches: implications for noise pollution. *Anim Behav*. 74:363–368.
- Tilgar V, Moks K, Saag P. 2011. Predator-induced stress changes parental feeding behavior in pied flycatchers. *Behav Ecol*. 22:23–28.
- United Nations. 2012. *World urbanization prospects: The 2011 revision*. New York: Department of Economic and Social Affairs, Population Division, United Nations.
- Warren PS, Katti M, Ermann M, Brazel A. 2006. Urban bioacoustics: it's not just noise. *Anim Behav*. 71:491–502.
- Whittingham MJ, Butler SJ, Quinn JL, Cresswell W. 2004. The effect of limited visibility on vigilance behaviour and speed of predator detection: implications for the conservation of granivorous passerines. *Oikos*. 106:377–385.
- Zanette LY, White AF, Allen MC, Clinchy M. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*. 334:1398–1401.

4. IMPACT DE L'EXPOSITION CHRONIQUE À UN BRUIT DE TRAFIC ROUTIER SUR LE DÉVELOPPEMENT PHÉNOTYPIQUE DES POUSSINS

ARTICLE 4

No evidence for an effect of traffic noise on the development of the corticosterone stress response in an urban exploiter

Soumis à General and Comparative Endocrinology

No evidence for an effect of traffic noise on the development of the corticosterone stress response in an urban exploiter

Frédéric Angelier*, Alizée Meillère, Jacquelyn K. Grace, Colette Trouvé, François Brischoux

Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS-Université de La Rochelle, Villiers-en-Bois, France

*corresponding author

E-mail: angelier@cebc.cnrs.fr (FA)

Tel : +33 (0)5 49 09 96 19

Submitted to **General and Comparative Endocrinology**

Abstract

Anthropogenic noise is often perceived as a major constraint for wild vertebrates because it can impair important behavioral and physiological functions. For example, urban noise could lead to a state of chronic stress and could alter the development of the Hypothalamic-Pituitary-Adrenal (HPA) axis. Supporting this hypothesis, several studies have found that anthropogenic disturbance is associated with increased circulating corticosterone levels. However, it remains unclear whether increased corticosterone levels are the result of anthropogenic noise or other anthropogenic factors. Here, we experimentally tested the impact of urban noise on the ontogeny of the corticosterone stress response in an urban exploiter (the house sparrow, *Passer domesticus*) by exposing chicks to a traffic noise ('disturbed chicks') or not ('control chicks'). If noise exposure is a constraint for developing chicks, we predicted that (1) disturbed chicks will grow slower, will be in poorer condition, and will have a lower fledging probability than controls; (2) disturbed chicks will have higher baseline corticosterone levels than control; (3) the ontogeny of the corticosterone stress response will be affected by this noise exposure. Contrary to these predictions, we found no effect of our experiment on growth, body condition, and fledging success, suggesting that house sparrow chicks were not constrained by this noise exposure. Moreover, we did not find any effect of noise exposure on either baseline corticosterone levels or the corticosterone stress response of chicks. This suggests not only that house sparrow chicks did not perceive this noise as stressful, but also that the development of the HPA axis was not affected by such noise exposure. Our study suggests that, contrary to urban avoiders, urban exploiters may be relatively insensitive to urban noise. Further comparative studies are now needed to understand whether such insensitivity to anthropogenic noise is a major requirement of an urban way of life.

Key-words: Corticosterone; Early-life stress; Noise pollution; Urbanization; House sparrow.

Introduction

Urbanization imposes drastic environmental changes to wild vertebrates and animal communities strongly differ between urban and non-urban environments (Marzluff 2001; Clergeau et al. 2006, McKinney 2006, Chace & Walsh 2006). Interestingly, some species seem to rely on the urban environment (“urban exploiters”) and individuals from these species can be found almost exclusively in urban areas. On the other hand, some species seem unable to live in an urban environment (“urban avoiders”) while others can live in the urban environment without necessarily relying exclusively on it (“urban adapters”, Blair 1996; Schochat et al. 2006, Croci et al. 2008). In the context of urban sprawl, it appears crucial to understand the proximate causes of these differences between species because it will help to assess the ability or inability of species to adjust to urban-related environmental changes (Schochat et al. 2006; McDonnell & Hahs 2013; Partecke 2013).

Urbanization is characterized by multiple environmental modifications that may constrain or benefit wild vertebrates (e.g., food availability, temperature, pollution, noise, Marzluff 2001; Grimm et al. 2008; Barber et al. 2010). A major challenge is to disentangle the relative effect of each of these modifications on individual performances. Among all these modifications, anthropogenic noise is often perceived as a major constraint for wild urban vertebrates because it can impair behavioral and physiological functions that are essential to daily and seasonal routines (Barber et al. 2010; Kight & Swaddle 2011; Francis & Barber 2013). For instance, urban noise can alter acoustic communication and may preclude proper reproduction (Slabekoorn and den Boer-Visser 2006; Patricelli and Bickley 2006; Warren et al. 2006; Halfwerk et al. 2011; Schroeder et al. 2012). Moreover, such noise can also impede reception of crucial auditory stimuli, such as predatory threats (Barber et al. 2010; Halfwerk and Slabekoorn 2013). In addition to these auditory constraints, repeated exposure to urban noise may also be perceived as successive stressors, and individuals may not have evolved to deal with such a stressful environment (Tennessen et al. 2014). Therefore, the noisy urban environment could lead to a state of chronic stress (or allostatic overload) with important fitness costs (McEwen & Wingfield 2003; Bonier et al. 2009; Bonier 2012). Moreover, this repeated exposure to urban noise could also alter the stress reactivity of individuals (Bonier 2012; Crino et al. 2013), and therefore, reduce their ability to cope with other stressors (Angelier & Wingfield 2013). In vertebrates, the ability to cope with stress is primarily driven by the Hypothalamic-Pituitary-Adrenal (HPA) axis

(McEwen & Wingfield 2003; Romero 2004; Romero et al. 2009). In response to a stressor, this endocrine axis is activated, which results in the secretion of glucocorticoids (corticosterone in birds, Wingfield et al. 1998; Sapolsky et al. 2000). Increased circulating glucocorticoids levels mediate physiological and behavioral changes through permissive, inhibitory and stimulatory actions (Sapolsky et al. 2000; Romero 2004; Landys et al. 2006). Overall, the glucocorticoid stress response aims to restore homeostasis by redirecting available resources from activities that are not essential to immediate survival towards self-maintenance processes (Wingfield et al. 1998; Wingfield & Sapolsky 2003).

In the wild, endocrinologists typically study the HPA axis by monitoring baseline glucocorticoid levels (i.e., glucocorticoid levels that are independent of the stress of capture), which are a proxy for individual allostatic load and energetic constraints (Landys et al. 2006; Romero et al. 2009). Indeed, elevated baseline glucocorticoid levels can indicate nutritional deficit or chronic stress (Kitaysky et al. 2007; Busch & Hayward 2009; Lynn et al. 2010a) and are often associated with poor performance (Bonier et al. 2009). A few studies have shown that loud human-related activities are associated with increased baseline glucocorticoid levels in wild vertebrates (Creel et al. 2002; Thiel et al. 2008; Hayward et al. 2011; Blickley et al. 2012; Tenessen et al. 2014, but see Owen et al. 2014). However, most studies have examined this question in adults and little is known about the impact of anthropogenic noise on circulating glucocorticoid levels of developing vertebrates. Several vertebrate studies have found that anthropogenic disturbance is associated with increased glucocorticoid levels during development and poor reproductive performances later in life (Müllner et al. 2004; Walker et al. 2005; Crino et al. 2011, Strasser & Heath 2013), but it remains unclear whether this was the result of anthropogenic noise or other anthropogenic factors. To our knowledge, a single study has experimentally tested the impact of anthropogenic noise on baseline glucocorticoid levels of developing vertebrates. Surprisingly, and contradictorily to correlative studies (Crino et al. 2011, Strasser & Heath 2013), it did not report any change in baseline glucocorticoid levels in response to noise exposure (Crino et al. 2013). Therefore, additional experimental studies in other wild vertebrate species appear necessary to better assess the impact of noise exposure on baseline glucocorticoid levels.

In addition to baseline glucocorticoids, endocrinologists monitor stress-induced glucocorticoid levels (i.e., maximal glucocorticoids levels reached in response to a standardized stressor) because

they indicate the physiological response of individuals to a stressor if it occurs (i.e., stress sensitivity, Wingfield et al. 1998; Angelier & Wingfield 2013). Indeed, this so called glucocorticoid stress-response is crucial to consider in wild vertebrates because it appears to be involved in life-history trade-offs (Ricklefs & Wikelski 2002; Wingfield & Sapolsky 2003) and is linked to survival under some circumstances (Romero & Wikelski 2001; Breuner et al. 2008; Angelier et al. 2009). For instance, Blas et al. (2007) found that that survival probability was tightly linked to the ability of fledglings to down-regulate the glucocorticoid stress response in the white stork (*Ciconia ciconia*). Several studies have investigated the causes of inter-individual variation in the glucocorticoid stress response and they have demonstrated that developmental conditions and early-life stressors can affect the ontogeny of the HPA axis stress response with potential long-lasting effects (Love & Williams 2008; Wada et al. 2009; Lynn et al. 2010b; Whitman et al. 2011; Zimmer et al. 2013). Repeated noise exposure may be perceived as a stressor by developing offspring and, therefore, it may affect the ontogeny of the HPA axis and the glucocorticoid stress response with potential fitness consequences. Here again, we lack experimental data on the impact of anthropogenic noise on the development of the glucocorticoid stress response (but see Crino et al. 2013).

In this study, we aimed to experimentally test the impact of urban noise on the ontogeny of the glucocorticoid stress response in the house sparrow (*Passer domesticus*), an urban exploiter. To do so, we measured baseline and stress-induced corticosterone levels (corticosterone being the main glucocorticoid in birds) of chicks that were experimentally exposed to a traffic noise ('disturbed chicks') or not ('control chicks'). Because the HPA axis can be related to the energetic status (e.g. Kitaysky et al. 1999) and the developmental stage (Wada et al. 2009), we concomitantly monitored the body size and the body condition of all chicks to investigate potential modification of the HPA axis in relation to energetic constraints or delayed growth in disturbed chicks. Because noise exposure may alter parental investment, impose energetic constraints to the developing offspring and/or be perceived as a stressor, we predicted that disturbed chicks (1) will grow slower and be in poorer condition than control chicks (prediction 1); (2) will have higher baseline corticosterone levels than controls (prediction 2); and (3) will have a lower fledging probability than controls (prediction 3). Finally, we also predicted that this noise exposure will affect the ontogeny of the corticosterone stress response (prediction 4). Because the corticosterone stress response is often dampened when chicks suffer from high stress

level (Love & Williams 2008; Zimmer et al. 2013) or noise exposure (Crino et al. 2013), we predicted that the corticosterone stress response of disturbed chicks will be dampened relative to controls if exposure to chronic noise is associated with energetic constraints and/or is perceived as a stressor by house sparrow chicks.

Material and methods

Study site and experimental procedure

This study was carried out during the breeding season at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC) in France (46°09' N, 0°24') where a free-living population of house sparrows has been studied for almost twenty years (Leloutre et al. 2014). All nest boxes (n = 67) were checked every two days to determine lay date. When an egg was found in a nest, clutch size was determined by checking the nest box 7 days later. Hatching date and brood size were then determined by regularly checking the number of chicks and eggs in each nest box.

To investigate the impact of urban noise on the development of house sparrow chicks, we used an experimental protocol previously detailed in Meillère et al. (2015). At this rural site, we experimentally exposed some nest boxes to a traffic noise ("disturbed" nest boxes, n = 21) from April to July (before egg-laying through fledging for all nests) while others remained undisturbed and exposed solely to the rural background noise ("control" nest boxes, n = 46). Traffic noise was obtained by recording the sounds produced by a 4 lane highway close to Paris for 2 minutes. Traffic noise was broadcast by an iPod shuffle (Apple Inc., Cupertino, CA) connected to Logitech LS11 stereo speakers (Logitech, Fremont, CA; frequency response 70–20 000 Hz). The recording was broadcast in a loop for 6 h/day (from 9 to 12 AM and from 2 to 5 PM). The speakers were hidden approximately 3–4 meters from the nest boxes and the volume was adjusted to the average noise level measured at various times of day and in multiple urban sites where house sparrows breed (~61 dB). The rural background noise was also measured at the CEBC in multiple occasions and averaged 43 dB (see Meillère et al. 2015 for further details). All noise measurements were conducted using a Voltcraft SL-200 digital sound meter (Voltcraft, Hirschau, Germany).

Body size, body condition and fledging success

The growth of each chick in each brood was monitored by measuring body mass, and tarsus, bill, and wing lengths when the chicks were three ($n = 132$) and nine days old ($n = 78$). Body mass was measured with a precision scale (± 0.1 g, Scaltec, SBA53). Tarsus and bill lengths were measured using a caliper (± 0.1 mm) and wing length was measured using a ruler (± 0.5 mm). Each chick of a given nest was individually identified with a color ring when they were three days old, and then ringed with an aluminum ring at nine days old.

For each chick, body condition was calculated when the chick was three days ($n = 132$) and nine days of age ($n = 78$) by using scaled mass indices (Peig and Green 2009, 2010). The scaled mass index adjusts the mass of all individuals to that expected if they had the same body size, and was computed for each individual as detailed in Peig and Green (2009). Scaled mass indices were computed with wing length because this body size parameter had the highest correlation with body mass. However, all results reported, here, remain unchanged if scaled mass indices were computed with a different morphometric measurement (tarsus length or bill length).

The fledging success of each chick was monitored by checking for presence at the nest at the end of the developmental period (17 days). Thus, successful fledging was assumed if chicks reached 17 days old and were not observed in the nest, afterward.

Corticosterone stress response and hematocrit

For all nine-day-old chicks ($n = 78$), we collected blood samples according to the standardized stress protocol established by Wingfield et al. (1992). Briefly, an initial blood sample was collected immediately after capture from the brachial vein into heparinized microcapillary tubes ($\sim 75\mu\text{l}$). The handling time was minimal after initial disturbance and all the chicks of a given nest were sampled quickly after initial disturbance of the brood ($2 \text{ min } 24 \text{ sec} \pm 42 \text{ sec}$, Mean \pm SE, max: $4 \text{ min } 05 \text{ sec}$). There was no effect of handling time on corticosterone levels, and therefore, these initial samples were considered to reflect baseline corticosterone levels (Romero & Reed 2005; Angelier et al. 2010). After collection of the initial blood samples, chicks were placed into cloth bags, and subsequent blood samples were collected 30 min later ($\sim 75\mu\text{l}$) to monitor stress-induced corticosterone levels. Hematocrit was determined by centrifuging the first $10\mu\text{l}$ of collected blood in a microcapillary tube (11000 rpm, 3min): the volume of red blood cells was expressed as a percentage of the total blood volume. All chicks were released at their nest after the procedure. Baseline corticosterone levels, stress-induced

corticosterone levels and hematocrit could not be assessed for a few birds (final sample size, baseline: $n = 71$, stress-induced: $n = 77$, hematocrit: $n = 73$).

Molecular sexing and corticosterone assay

Blood samples were centrifuged (4500 rpm, 7 min) after which plasma was decanted and both plasma and red cells were stored at -20°C until analyzed at the lab. Sex was determined by polymerase chain reaction (PCR) amplification of part of two highly conserved genes (CHD) genes present on the sex chromosomes, and performed at the CEBC, as detailed in Leloutre et al. (2014). Plasma concentrations of corticosterone were determined by radioimmunoassay at the CEBC, as described previously (Angelier et al., 2007). The minimum detectable CORT level was 0.83 ng.mL^{-1} , and the intra- and inter-assay coefficients of variation were 7.07% and 9.99% respectively.

Statistical analyses

All analyses were performed with SAS statistical software (ver. 9.4; SAS Institute). First, we used generalized linear mixed models (GLMM, normal distribution, identity link function) to test whether disturbed and control chicks differed in body condition (dependent variable: scaled mass index, independent factors: sex, brood size, disturbance and their interactions) with nest as a random factor. Second, we used GLMM (normal distribution, identity link function) to test whether disturbed and control chicks differed in body size (dependent variable: tarsus, bill or wing lengths, independent factors: sex, brood size, disturbance and their interaction) with nest as a random factor. All these analyses were conducted for three-day-old and nine-day-old chicks. Sex could only be included in these analyses for nine-day-old chicks since molecular sexing was conducted for nine-day-old old chicks only. Third, we used GLMM (normal distribution, identity link function) to test whether disturbed and control chicks differed in baseline, stress-induced corticosterone levels and hematocrit (dependent variable: baseline or stress-induced corticosterone levels or hematocrit, independent factors: sex, disturbance, scaled mass index, brood size at day 9, and their interactions) with nest as a random factor. We included scaled mass index and brood size as independent variables for these analyses (corticosterone and hematocrit) because body condition and brood size are known to be related to these physiological variables under some circumstances. Fourth, we used GLMM (binomial distribution, logit link function) to

test whether disturbed and control chicks differed in fledging success (dependent variable: fledging success, independent variables: brood size at hatching, disturbance, and their interaction) with nest as a random factor. This analysis included all hatched chicks but sex could not be included in this analysis because molecular sexing was conducted when the chicks were 9 days old. Finally, we used GLMM (binomial distribution, logit link function) to test whether disturbed and control 9 days old chicks differed in fledging success (dependent variable: fledging success, independent variables: brood size at day 9, disturbance, scaled mass index, physiological measure, and their interaction). Because baseline corticosterone levels, stress-induced corticosterone levels and hematocrit levels were not available for all chicks, all of these variables could not be included in the same model. Therefore, we ran three different models with baseline corticosterone levels, stress-induced corticosterone levels or hematocrit as the physiological dependent variable.

Results

Effect of chronic noise disturbance on body size and body condition

For three-day-old chicks, there was no significant effect of noise disturbance ($F_{1,49} = 1.13$, $p = 0.293$; **Fig. 1A**), brood size ($F_{1,49} = 0.45$, $p = 0.506$), and their interaction ($F_{1,49} = 1.35$, $p = 0.251$) on scaled mass index. Similarly, there was no significant effect of noise disturbance (bill: $F_{1,49} = 0.14$, $p = 0.711$; tarsus: $F_{1,49} = 0.76$, $p = 0.387$; wing: $F_{1,49} = 0.92$, $p = 0.342$; **Fig. 1B, 1C and 1D**), brood size (bill: $F_{1,49} = 2.03$, $p = 0.161$; tarsus: $F_{1,49} = 1.21$, $p = 0.277$; wing: $F_{1,49} = 1.97$, $p = 0.167$), and their interaction (bill: $F_{1,49} = 0.20$, $p = 0.655$; tarsus: $F_{1,49} = 0.71$, $p = 0.404$; wing: $F_{1,49} = 0.88$, $p = 0.352$) on body size.

For nine-day-old chicks, there was no significant effect of noise disturbance ($F_{1,49} = 0.01$, $p = 0.943$; **Fig. 1E**), brood size ($F_{1,49} = 1.38$, $p = 0.246$), sex ($F_{1,49} = 3.56$, $p = 0.066$) and their interactions (all p -values > 0.200) on scaled mass index. Similarly, there was no significant effect of noise disturbance (bill: $F_{1,49} = 1.13$, $p = 0.293$; tarsus: $F_{1,49} = 2.03$, $p = 0.161$; wing: $F_{1,49} = 2.79$, $p = 0.102$; **Fig. 1F, 1G and 1H**), brood size (bill: $F_{1,49} = 0.60$, $p = 0.442$; tarsus: $F_{1,49} = 0.05$, $p = 0.827$; wing: $F_{1,49} = 0.59$, $p = 0.446$), sex (bill: $F_{1,49} = 0.01$, $p = 0.922$; tarsus: $F_{1,49} = 0.02$, $p = 0.898$; wing: $F_{1,49} = 0.14$, $p = 0.706$), and their interactions (bill: all interactions, $p > 0.350$; tarsus: all interactions, $p > 0.150$; wing: all interactions, $p > 0.130$) on body size.

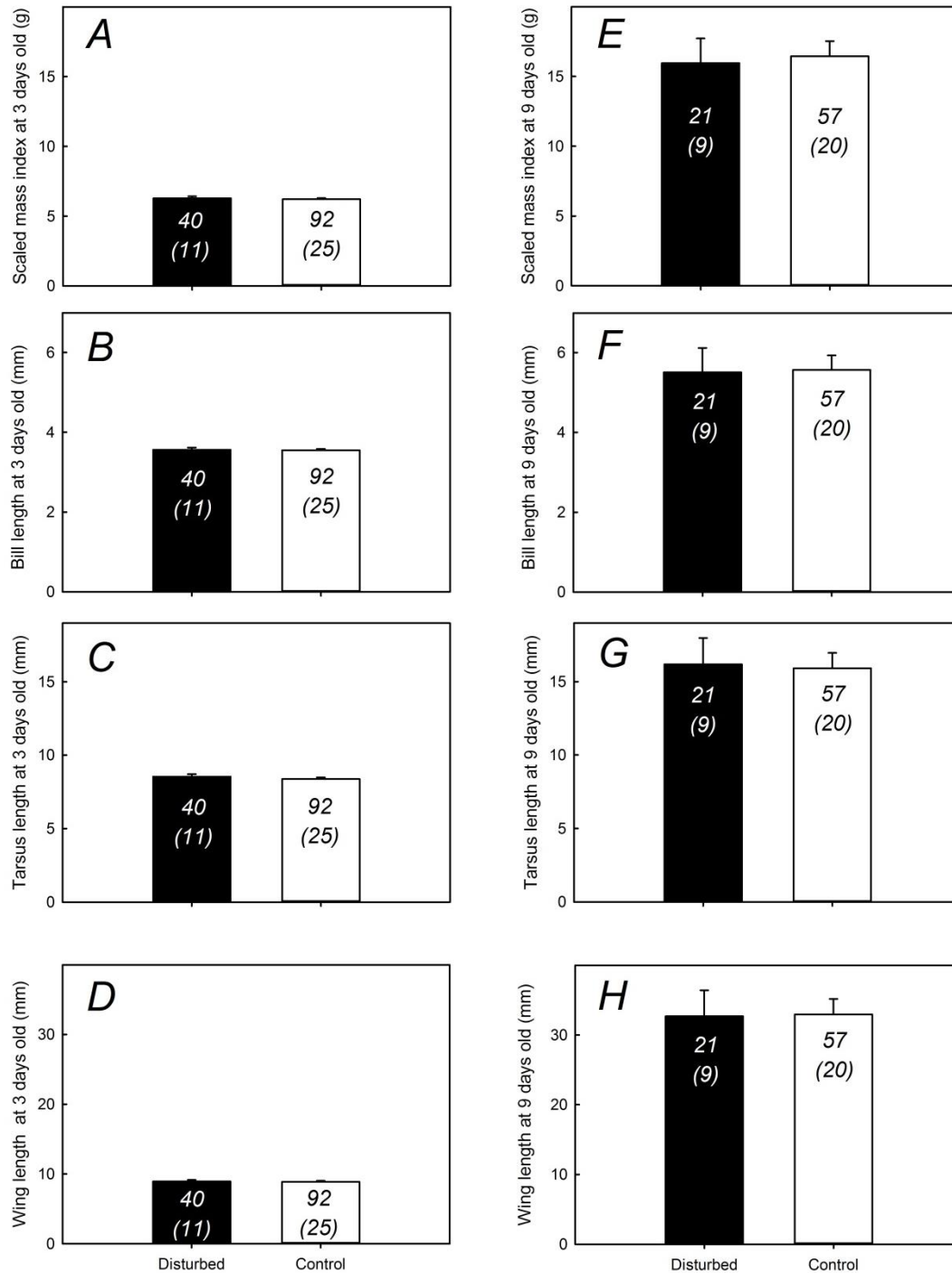


Fig. 1. Influence of an experimental noise exposure on body condition (A, E), bill length (B, F), tarsus length (C, G), and wing length (D, H) of house sparrow chicks. These analyses were conducted for three-day-old (A, B, C, D) and nine-day-old chicks (E, F, G & H). Body condition was estimated by using scaled mass indices (Peig and Green 2009). Data are expressed as Means \pm SE. Numbers and numbers in parentheses respectively denote the number of chicks and the number of nests used for these analyses.

Effect of chronic noise disturbance on the corticosterone stress response and hematocrit

There was no significant effect of noise disturbance ($F_{1,36} = 2.33$, $p = 0.135$; **Fig. 2A**), brood size ($F_{1,36} = 1.36$, $p = 0.252$), sex ($F_{1,36} = 0.24$, $p = 0.629$), scaled mass index ($F_{1,36} = 1.80$, $p = 0.188$) and their interactions (all interactions, $p > 0.100$) on baseline corticosterone levels of nine-day-old chicks. Similarly, there was no significant effect of noise disturbance ($F_{1,42} = 0.01$, $p = 0.915$; **Fig. 2B**), brood size ($F_{1,42} = 0.16$, $p = 0.688$), sex ($F_{1,42} = 0.23$, $p = 0.635$), scaled mass index ($F_{1,42} = 0.01$, $p = 0.909$) and their interactions (all interactions, $p > 0.140$) on stress-induced corticosterone levels of nine-day-old chicks. Finally, there was no significant effect of noise disturbance ($F_{1,38} = 1.85$, $p = 0.182$; **Fig. 2C**), brood size ($F_{1,38} = 0.84$, $p = 0.366$), sex ($F_{1,38} = 0.49$, $p = 0.486$), scaled mass index ($F_{1,38} = 0.94$, $p = 0.340$) and their interactions (all interactions, $p > 0.150$) on hematocrit levels of nine-day-old chicks.

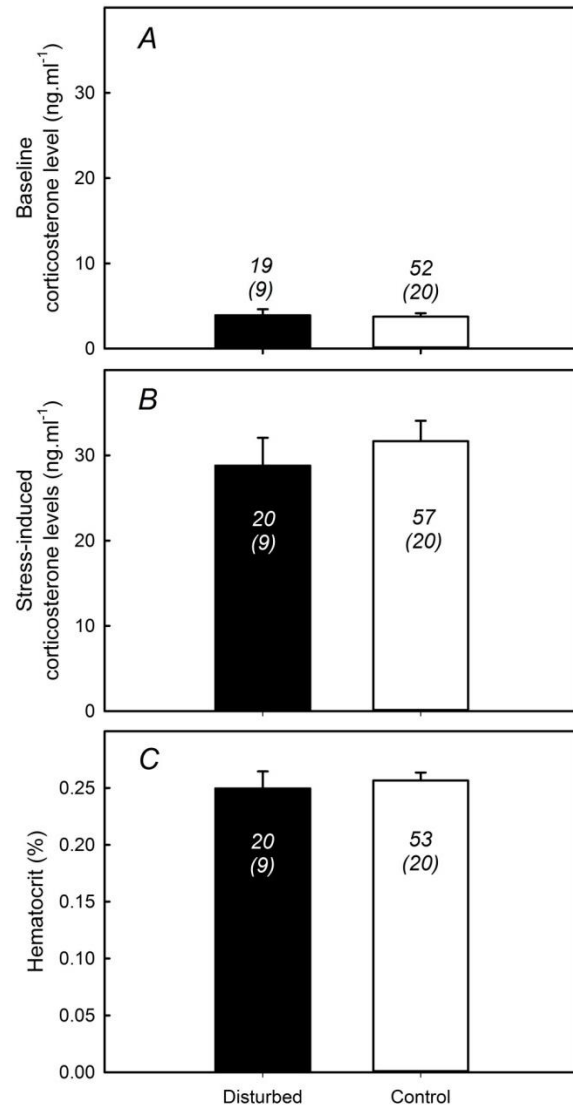


Fig. 2. Influence of an experimental noise exposure on baseline corticosterone levels (A), stress-induced corticosterone levels (B), and hematocrit (C) of nine-day-old house sparrow chicks. Data are expressed as Means \pm SE. Numbers and numbers in parentheses respectively denote the number of chicks and the number of nests used for these analyses.

Effect of chronic noise disturbance on fledging success

Overall, for all hatched chicks, there was no significant effect of noise disturbance ($F_{1,122} = 0.30$, $p = 0.585$; **Fig. 3**), brood size ($F_{1,122} = 0.07$, $p = 0.786$), or their interaction ($F_{1,122} = 0.02$, $p = 0.883$) on fledging success. For just chicks that reached nine days of age, there was no significant effect of noise disturbance ($F_{1,43} = 0.06$, $p = 0.805$), brood size ($F_{1,43} = 0.13$, $p =$

0.717), sex ($F_{1,43} < 0.01$, $p = 0.959$), scaled mass index ($F_{1,43} < 0.01$, $p = 0.988$), and their interactions (all interactions, $p > 0.150$) on fledging success. Moreover, fledging success was not significantly related to baseline corticosterone levels ($F_{1,36} < 0.01$, $p = 0.986$), stress-induced corticosterone levels ($F_{1,42} = 0.26$, $p = 0.614$), hematocrit levels ($F_{1,38} = 1.02$, $p = 0.318$) and there was no significant interaction between these variables and sex or noise disturbance (all interactions, $p > 0.350$).

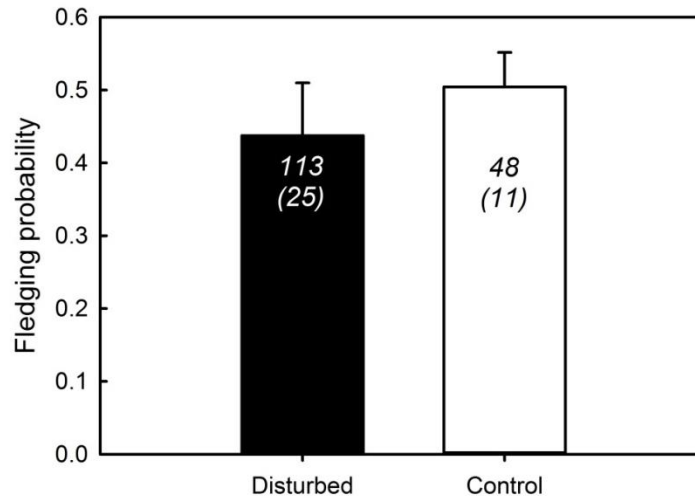


Figure 3: Influence of an experimental noise exposure on fledging probability of nine-day-old house sparrow chicks. Data are expressed as Means \pm SE. Numbers and numbers in parentheses respectively denote the number of chicks and the number of nests used for these analyses.

Discussion

In this study, we did not find any evidence for an effect of exposure to traffic noise on the ontogeny of the corticosterone stress response in house sparrows. Contrary to our prediction, baseline corticosterone levels did not differ between disturbed and control chicks, suggesting that disturbed chicks were not constrained by the experimental noise exposure. Moreover, we did not find any effect of our experimental treatment on the corticosterone stress response of nine-day-old house sparrow chicks, demonstrating that noise exposure does not have a detectable impact on the ontogeny of corticosterone regulation in this species. Together, these results suggest that the ontogeny of the HPA axis may not be sensitive to noise exposure in urban exploiters, potentially providing a partial explanation for their ability to live in highly urbanized areas.

Is urban noise stressful for developing sparrows?

Exposure to traffic noise may have a direct effect on baseline corticosterone levels if such a noise is perceived as stressful by the developing chicks. Indeed, several studies have demonstrated that anthropogenic disturbance is associated with increased baseline corticosterone levels in wild birds (e.g., Walker et al. 2005; Thiel et al. 2008; Hayward et al. 2011). For example, Blickley et al. (2012) found that experimental exposure to anthropogenic noise is associated with elevated corticosterone levels in greater sage grouse adults (*Centrocercus urophasianus*). Interestingly, this effect on baseline corticosterone levels is also apparent in the chicks of some bird species (Müllner et al. 2004; Walker et al. 2005; Crino et al. 2011, Strasser & Heath 2013), suggesting that developing offspring can perceive anthropogenic disturbance, and probably noise, as a stressor. However and contrary to our prediction, we did not find any influence of traffic noise exposure on baseline corticosterone levels in house sparrow chicks, suggesting that they may not perceive this urban-related noise as a stressor.

Alternatively, noise exposure may have been perceived as stressful by the house sparrow chicks in this study without affecting their circulating corticosterone levels. Indeed, chronic stress is not always associated with elevated baseline corticosterone levels in birds (Busch & Hayward 2009; Dickens & Romero 2013). For instance, chronic stress is associated with reduced or unchanged baseline corticosterone levels in European starlings (*Sturnus vulgaris*, Rich & Romero 2005; Cyr & Romero 2007, 2008; Kostelanetz et al. 2009). In vertebrates, chronic stress has a complex influence on the HPA axis and often results in modifications of a single or several features of corticosterone regulation (Dickens & Romero 2013), thus, it is necessary to examine more than one aspect of the stress response. In this study, we examined both baseline and stress-induced corticosterone levels, and did not find any effect of chronic noise exposure. Moreover, we did not find any other evidence that disturbed chicks may suffer from chronic stress (growth, body condition, hematocrit, fledging success), strongly supporting our interpretation that exposure to traffic noise did not trigger a state of chronic stress among the chicks in our study.

Another alternative explanation is that disturbed chicks may have habituated to noise exposure (Cyr & Romero 2009) and, therefore, they may have not perceived this noise as a stressful event when they were sampled after nine days of noise exposure. The experimental treatment may have affected the circulating corticosterone levels of house sparrow chicks very early in the perinatal period but, this effect may have attenuated as chicks habituated to the noise.

Because we only sampled chicks after nine days of exposure to our experimental treatment, our study could not disentangle habituation from insensitivity of house sparrow chicks to noise. Habituation is considered as a major but overlooked process in studies focusing on chronic stress (Cyr & Romero 2009; Dickens & Romero 2013; Angelier & Wingfield 2013) and future studies would benefit from testing the ability of developing offspring to habituate to noise. However, regardless of potential habituation and other proximate causes, we found that the stress physiology of house sparrow chicks appears largely insensitive to urban-related chronic noise, contrary to the findings for other species.

Does urban noise impose energetic constraints for developing sparrows?

In addition to a direct effect on corticosterone levels, chronic noise could indirectly affect baseline corticosterone levels of developing offspring by imposing energetic constraints on the chicks. Indeed, corticosterone is involved in catabolic activities (Landys et al. 2006) and corticosterone secretion increases when individuals fast (Lynn et al. 2003, 2010; Angelier et al. 2015) and reach a poor body condition (Kitaysky et al. 2001; Müller et al. 2010). Chronic noise could also affect parental behavior and reduce parental nest attendance and brood provisioning (Schroeder et al. 2012), imposing energetic constraints beyond the direct effect of elevated circulating corticosterone. We have previously reported that parental antipredator behavior of house sparrows was affected by chronic noise exposure (Meillère et al. 2015), however, in this study, we did not find any effect of our experimental treatment on the body condition, hematocrit, growth, or fledging success of house sparrow chicks. This demonstrates that, despite altered anti-predator behavior, disturbed parents were equal to control parents at fulfilling their brood's energy requirements, and suggests that house sparrow parents did not modify their provisioning rate in response to noise exposure.

The influence of anthropogenic noise exposure on the stress endocrine axis may depend on the intensity of the acoustic disturbance. Another study of house sparrows reported that chronic noise exposure was associated with a reduced brood provisioning and lower breeding success (Schroeder et al. 2012). Noise intensity in our study (Mean: 63.32 dB) was lower than in that of Schroeder et al. (2012) (Mean: 68.0 dB). Together, these two studies suggest that the influence of anthropogenic noise on corticosterone levels may follow a non-linear relationship with detrimental effects only beginning to appear when sound intensity reaches an upper

threshold value. Alternatively, parental response to noise disturbance may depend on other sound characteristics (e.g. frequency, time of the day that the noise occurs). Finally, inter-population differences in noise sensitivity may also be important, as our study and that of Schroeder et al. (2012) were conducted in different locations (Scandinavia: Schroeder et al. 2012; Western Europe: this study). Supporting this possibility, previous studies have reported inter-population variations in morphological (e.g. Murphy 1985) and physiological measurements (e.g. Martin et al. 2004) in this species. Future studies are now required to better assess the detailed relationship that links noise characteristics (intensity, frequency, duration) to population responses to this disturbance.

Exposure to urban noise and the ontogeny of the corticosterone stress response

In vertebrates, glucocorticoids are important mediators of developmental processes (Wada 2008) and the ability of individuals to activate the glucocorticoid stress response increases throughout the perinatal period, as the HPA axis develops (Sims & Holberton 2000; Wada et al. 2007; Rensel et al. 2010a). Genetic and environmental factors affect the ontogeny of HPA axis stress reactivity, resulting in large inter-individual variability in the corticosterone stress response of developing vertebrates (Wada et al. 2009; Marasco et al. 2012; Zimmer & Spencer 2014; Crino et al. 2014). The plasticity of the HPA axis during development may mediate matching of the physiological phenotype to the environmental conditions the individual is likely to encounter during its life (Monaghan 2008; Zimmer et al. 2013; Angelier & Wingfield 2013). However, we did not find any effect of noise exposure on stress-induced corticosterone levels of house sparrow chicks, suggesting that our experimental procedure did not affect the ontogeny of the HPA axis. In addition, noise exposure did not affect the body size, body condition, hematocrit, or fledging success of house sparrow chicks. This suggests that noise exposure may not have been perceived as a stressor by house sparrow chicks, therefore explaining the similar stress response of disturbed and control chicks.

In some studies, early life stress can induce a hyper-activation of the HPA axis that results therefore in elevated stress-induced corticosterone levels later in life (Pravosudov & Kitaysky 2006; Rensel et al. 2010b; Banerjee et al. 2012; Marasco et al. 2012; Crino et al. 2014). On the other hand, early life stress can also induce a dampened stress response in offspring and this modification can persist during adulthood (Love & Williams 2008; Crino et al. 2013; Zimmer et

al. 2013). Although noise exposure did not seem to have affected the ontogeny of the stress response, we cannot rule out that noise exposure may have affected other stress physiology parameters such as corticosterone binding globulin (CBG), or glucocorticoid receptors regulation (Wada et al. 2007; Zimmer & Spencer 2014; Schmidt et al. 2014).

Although we did not find any evidence that noise exposure affects stress physiology in house sparrow chicks, a recent study reported that a similar experimental exposure to traffic noise was associated with a dampened stress response in nestling white-crowned sparrows (Crino et al. 2013). Interestingly, this suggests that the response to urban noise may be species-specific, with urban exploiters being not largely affected by urban noise exposure. In support of this interpretation, the impact of urbanization on the stress response of wild vertebrates appears relatively inconsistent between and within species (Bonier 2012; Grunst et al. 2014; Foltz et al. 2015) with, for example, no clear difference in the corticosterone stress response between urban and rural house sparrows (Fokidis et al. 2009; Bokony et al. 2012; Meillere et al. unpublished results). So far, the impact of anthropogenic noise on circulating glucocorticoid levels has mainly been investigated in “urban avoiders” and “urban adapters” and very little is known regarding the potential impact of anthropogenic noise on “urban exploiters”. Although limited to a single species, our study provides one of the first pieces of evidence that urban exploiters may be relatively insensitive to urban noise. Further comparative studies are now required to understand whether insensitivity to anthropogenic noise is a major requirement of urban living.

Acknowledgements

We are grateful to G. Gouchet, L. Sourisseau and D. Dion for their help in the field and to C. Parenteau and S. Ruault for molecular sexing and hormone assays. This work was supported by the Fyssen Foundation (grant to F. Angelier) and by the Centre National de la Recherche Scientifique. A. Meillère was supported by a grant from the “Région Poitou-Charentes” and the “Conseil Général des Deux-Sèvres”.

References

- Angelier, F., Wingfield, J.C., 2013. Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: theory, hypotheses and perspectives. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 190, 118–128.
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Dano, S., Chastel, O., 2007. Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 61, 611–621.
- Angelier, F., Holberton, R.L., Marra, P.P., 2009. Does stress response predict return rate in a migratory bird species? A study of American redstarts and their nonbreeding habitat. *Proc. of the R. Soc. Biol. Sci. B*, 276, 3545–3551.
- Angelier, F., Tonra, C.M., Holberton, R.L. & Marra, P.P. 2010. How to capture wild passerine species to study baseline corticosterone levels. *J. Ornithol.*, 151, 415–422.
- Banerjee, S.B., Arterbery, A.S., Fergus, D.J., Adkins-Regan, E., 2012. Deprivation of maternal care has long-lasting consequences for the hypothalamic–pituitary–adrenal axis of zebra finches. *Proc. R. Soc. Biol. Sci. B* 279, 759–766.
- Barber, J.R., Crooks, K.R., Fristrup, K.M. 2010. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Tr. Ecol. Evol.*, 25, 180–189.
- Blair, R.B. 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecol. Appl.*, 6, 506–519.
- Blas, J., Bortolotti, G.R., Tella, J.L., Baos, R., Marchant, T.A., 2007. Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 104, 8880–8884.
- Blickley, J.L., Blackwood, D., Patricelli, G.L., 2012. Experimental evidence for the effects of chronic anthropogenic noise on abundance of greater sage grouse at leks. *Cons. Biol.*, 26, 461–471.
- Bókony, V., Seress, G., Nagy, S., Lendvai, A.Z., Liker, A. 2012. Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landsc. Urb. Plan.*, 104, 75–84.
- Bonier, F., 2012. Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Horm. Behav.*, 61, 763–772.
- Bonier, F., Martin, P.R., Moore, I.T., Wingfield, J.C., 2009. Do baseline glucocorticoid predict fitness? *Tr. Ecol. Evol.*, 24, 634–642.
- Breuner, C.W., Patterson, S.H., Hahn, T.P., 2008. In search of relationships between the acute adrenocortical response and fitness. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 157, 288–295.
- Busch, D.S., Hayward, L.S., 2009. Stress in a conservation context: A discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biol. Cons.* 142, 2844–2853.
- Chace, J.F., Walsh, J.J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landsc. Urb. Plan.*, 74, 46–69.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M-L., Dinetti, M., 2006. Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biol. Cons.*, 127, 336–344.
- Creel, S., Fox, J.E., Hardy, A., Sands, S., Garrott, B., Peterson, R.O., 2002. Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk. *Cons. Biol.*, 16, 809–814.

- Crino, O.L., Van Oorschot, B.K., Johnson, E.E., Malisch, J.L. and Breuner, C.W. 2011. Proximity to a high traffic road: glucocorticoid and life history consequences for nestling white-crowned sparrows. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 173, 323-332.
- Crino, O.L., Johnson, E.E., Blickley, J.L., Patricelli, G.L., Breuner, C.W. 2013. Effects of experimentally elevated traffic noise on nestling white-crowned sparrow stress physiology, immune function and life history. *J. Exp. Biol.*, 216, 2055–2062.
- Crino, O.L., Driscoll, S.C., Breuner, C.W. 2014. Corticosterone exposure during development has sustained but not lifelong effects on body size and total and free corticosterone responses in the zebra finch. *Gen. Comp. Endocrinol.* 196, 123-129.
- Croci, S., Butet, A., Clergeau, P., 2008. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits. *The Auk*, 110, 223-240.
- Cyr, N.E., Romero, L.M., 2007. Chronic stress in free-living European starlings reduces corticosterone concentrations and reproductive success. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 151, 82–89.
- Cyr, N.E., Romero, L.M., 2008. Fecal glucocorticoid metabolites of experimentally stressed captive and free-living starlings: implication for conservation research. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 158:20-28
- Cyr, N.E., Romero, L.M., 2009. Identifying hormonal habituation in field studies of stress. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 161, 295–303.
- Dickens, M.J., Romero, L.M., 2013. A consensus endocrine profile for chronically stressed animals does not exist. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 191, 177-189.
- Fokidis, H.B., Orchinik, M., Deviche, P., 2009. Corticosterone and corticosteroid binding globulin in birds: relation to urbanization in a desert city. *Gen. Comp. Endocrinol.* 160, 259–270.
- Foltz, S.L., Davis, J.E., Battle, K.E., Greene, V.W., Laing, B.T., Rock, R.P., Ross, A.E., Tallant, J.A., Vega, R.C., Moore, I.T. 2015. Across time and space: Effects of urbanization on corticosterone and body condition vary over multiple years in song sparrows (*Melospiza melodia*). *J. Exp. Zool. A*, 323, 109–120.
- Francis, C.D., Barber, J.R., 2013. A framework for understanding noise impact on wildlife: an urgent conservation priority. *Front. Ecol. Environ.*, 11, 305-313.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X., Briggs, J.M., 2008. Global change and the ecology of cities. *Science*, 319, 756–760.
- Grunst, M.L., Rotenberry, J.T., Grunst, A.S., 2014. Variation in adrenocortical stress physiology and condition metrics within a heterogeneous urban environment in the song sparrow *Melospiza melodia*. *J. Avian Biol.*, 45, 574–583.
- Halfwerk, W., Slabbekoorn, H., 2013. The impact of anthropogenic noise on avian communication and fitness. In *Avian Urban Ecology*, eds: D Gill, H Brumm, pp. 84-96, Oxford University Press, Oxford.
- Halfwerk, W., Holleman, L.J.M., Lessells, C., Slabbekoorn, H., 2011. Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *J. Appl. Ecol.*, 48, 210–219.
- Hayward, L.S., Bowles, A.E., Ha, J.C., Wasser, S.K., 2011. Impacts of acute and long-term vehicle exposure on physiology and reproductive success of the northern spotted owls. *Ecosphere* 2:65.

- Kight, C.R., Swaddle, J.P. 2011. How and why environmental noise impacts animals: an integrative, mechanistic review. *Ecol. Lett.*, 14, 1052-1061.
- Kitaysky, A.S., Piatt, J.F., Wingfield, J.C., 2007. Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 352, 245–258.
- Kostelanetz, S., Dickens, M.J., Romero, L.M., 2009. Combined effect of molt and chronic stress on heart rate, heart rate variability, and glucocorticoid physiology in European starlings. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 154, 493-501.
- Landys, M.M., Ramenofsky, M., Wingfield, J.C., 2006. Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 148, 132–149.
- Leloutre, C., Gouzerh, A., Angelier, F., 2014. Hard to fly the nest: a study of body condition and plumage quality in house sparrow fledglings. *Curr. Zool.*, 60, 449–459.
- Love, O.P., Williams, T.D., 2008. Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre-natal and post-natal developmental stress. *Horm. Behav.*, 54, 496–505.
- Lynn, S.E., Breuner, C.W., Wingfield, J.C., 2003. Short-term fasting affects locomotor activity, corticosterone and corticosterone binding globulin in a migratory songbird. *Horm. Behav.*, 43, 150–157.
- Lynn, S.E., Stamps, T.B., Barrington, W.T., Weida, N., Hudak, C.A., 2010a. Food, stress, and reproduction: Short-term fasting alters endocrine physiology and reproductive behavior in the zebra finch. *Horm. Behav.*, 58, 214–222.
- Lynn, S.E., Prince, L.E., Phillips, M.M., 2010b. A single exposure to an acute stressor has lasting consequences for the hypothalamo-pituitary-adrenal response to stress in free living birds. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 165, 337-344.
- Marasco, V., Robinson, J., Herzyk, P., Spencer, K.A. 2012. Pre- and post-natal stress in context: effects on the stress physiology in a precocial bird. *J. Exp. Biol.*, 215, 3955-3964.
- Martin II, L.B., Pless, M., Svoboda, J., Wikelski, M. 2004. Immune activity in temperate and tropical house sparrows: a common-garden experiment. *Ecology*, 85, 2323-2331.
- Marzluff, J.M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. In: Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R (eds) *Avian Ecol. Conserv. Urban. World*. Kluwer Academic Publishers, Norwell, Massachusetts, pp 19–47
- McDonnell, M.J., Hahs, A.K., 2013. The future of urban biodiversity research: moving beyond the ‘low hanging fruit’. *Urb. Ecosyst.*, 16:397:409.
- McEwen, B.S., Wingfield, J.C., 2003. The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm. Behav.*, 43, 2–15.
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Cons.*, 127, 247-260.
- Meillère, A., Brischoux, F., Angelier, F. 2015. Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behav. Ecol.*, 26, 569-577.
- Monaghan, P., 2008. Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 363, 1635–1645.

- Müller, C., Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., 2010. Development of the adrenocortical response to stress in Eurasian kestrel nestlings: Defence ability, age, brood hierarchy and condition. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 168, 474-483.
- Müllner, A., Lisenmair, K.E., Wikelski, M. 2004. Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*). *Biol. Cons.*, 118, 549-558.
- Murphy, E.C. 1985. Bergmann's rule, seasonality, and geographic variation in body size of house sparrows. *Am. Nat.*, 39, 1327-1334.
- Owen, A.S., Carter, E.T., Holding, M.L., Islam, K., Moore, I.T. 2014. Roads are associated with a blunted stress response in a North American pit viper. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 202, 87-92.
- Partecke, J. 2013. Mechanisms of phenotypic responses following colonization of urban areas: from plastic to genetic adaptation. In *Avian Urban Ecology*, eds: D Gill, H Brumm, pp. 131-142, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Patricelli, G.L., Blickley, J.L., 2006. Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk*, 123, 639-649.
- Peig, J., Green, A.J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118, 1883-1891.
- Peig, J., Green, A.J., 2010 The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Funct. Ecol.*, 24, 1323-1332.
- Pravosudov, V.V., Kitaysky, A.S., 2006. Effects of nutritional restrictions during posthatching development on adrenocortical function in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 145, 25-31.
- Rensel, M.A., Boughton, R.K., Schoech, S.J., 2010a. Development of the adrenal stress response in the Florida Scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 165, 255-261.
- Rensel, M.A., Wilcoxon, T.E., Schoech, S.J., 2010b The influence of nest attendance and provisioning on nestling stress physiology in the Florida Scrub-Jay. *Horm. Behav.*, 57, 162-168.
- Ricklefs, R.E., Wikelski, M., 2002. The physiology/life-history nexus. *Tr. Ecol. Evol.*, 17, 462-468.
- Rich, E.L., Romero, L.M., 2005. Exposure to chronic stress downregulates corticosterone responses to acute stressors. *Am. J. Physiol.*, 288, R1628-R1636.
- Romero, L.M., 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Tr. Ecol. Evol.*, 19, 249-255.
- Romero, L.M., Wikelski, M., 2001. Corticosterone levels predict survival probabilities of Galapagos marine iguanas during El Nino events. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 98, 7366-7370.
- Romero, L.M. & Reed, J.M. 2005. Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under three minutes good enough? *Comp. Biochem. Physiol. A*, 140, 73-79.
- Romero, L.M., Dickens, M.J., Cyr, N.E., 2009. The reactive scope model — a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Horm. Behav.*, 55, 375-389.

- Sapolsky, R.M., Romero, L., Munck, A., 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr. Rev.*, 21, 55–89.
- Schmidt, K.L., MacDougall-Shackleton, E.A., Soma, K.K., MacDougall-Shackleton, S.A. 2014. Developmental programming of the HPA and HPG axes by early-life stress in male and female song sparrows. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 196, 72-80.
- Schroeder, J., Nakagawa, S., Cleasby, I.R., Burke, T., 2012. Passerine birds breeding under chronic noise experience reduced fitness. *PLoS One*, 7, e39200.
- Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E., Hope, D., 2006 From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Tr. Ecol. Evol.*, 21, 186–191.
- Sims, C.G. & Holberton, R.L. 2000. Development of the corticosterone stress response in young mockingbirds, *Mimus polyglottos*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 119: 193–201.
- Slabbekoorn, H., den Boer-Visser, A., 2006. Cities change the songs of birds. *Curr. Biol.*, 16, 2326-2331.
- Strasser, E.H., Heath, J.A., 2013. Reproductive failure of human-tolerant species, the American kestrel, is associated with stress and human disturbance. *J. App. Ecol.* 50, 912-919.
- Tennessen, J.B., Parks, S.E., Langkilde, T., 2014. Traffic noise causes physiological stress and impairs breeding migration behavior in frogs. *Cons. Physiol.*, 2, cou032.
- Thiel, D., Jenni-Eiermann, S., Braunisch, V., Palme, R., Jenni, L., 2008. Ski tourism affects habitat use and evokes a physiological stress response in capercaillie *Tetrao urogallus*: a new methodological approach. *J. App. Ecol.* 45, 845-853.
- Wada, H. 2008. Glucocorticoids: mediators of vertebrate ontogenetic transitions. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 156, 441–453.
- Wada, H., Hahn, T.P., Breuner, C.W., 2007. Development of stress reactivity in white-crowned sparrow nestlings: total corticosterone response increases with age, while free corticosterone response remains low. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 150, 405–413.
- Wada, H., Salvante, K.G., Stables, C., Wagner, E., Williams, T.D. & Breuner, C.W. 2009. Ontogeny and individual variation in the adrenocortical response of zebra finch (*Taeniopygia guttata*) nestlings. *Physiol. Biochem. Zool.*, 82, 325–331.
- Walker, B.G., Boersma, P.D., Wingfield, J.C., 2005. Physiological and behavioral differences in Magellanic penguin chicks in undisturbed and tourist-visited locations of a colony. *Cons. Biol.*, 19, 1571-1577.
- Warren, P.S., Katti, M., Ermann, M., Brazel, A., 2006. Urban bioacoustics: it's not just noise. *Anim. Behav.*, 71, 491–502.
- Whitman, B.A., Breuner, C.W., Dufty Jr, A.M., 2011. The effects of neonatal handling on adrenocortical responsiveness, morphological development and corticosterone binding globulin in nestling American kestrels (*Falco sparverius*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 172, 260-267.
- Wingfield, J.C., Vleck, C.M., Moore, M.C., 1992. Seasonal changes of the adrenocortical response to stress in birds of the Sonoran Desert. *J. Exp. Zool.*, 264, 419–428.

- Wingfield, J.C., Sapolsky, R.M., 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how? *J. Neuroendocrinol.*, 15, 711–724.
- Wingfield, J.C., Maney, D.L., Breuner, C.W., Jacobs, J.D., Lynn, S.E., Ramenofsky, M., Wingfield, J.C., 1998. Ecological bases of hormone–behavior interactions: the “emergency life history stage”. *Am. Zool.*, 38, 191–206.
- Zimmer, C., Spencer, K.A., 2014. Modifications of glucocorticoid receptors mRNA expression in the Hypothalamic-Pituitary-Adrenal axis in response to early-life stress in female Japanese quail. *J. Neuroendocrin.*, 26, 853-860.
- Zimmer, C., Boogert, N.J., Spencer, K.A., 2013. Developmental programming: cumulative effects of increased pre-hatching corticosterone levels and post-hatching unpredictable food availability on physiology and behavior in adulthood. *Horm. Behav.*, 64, 494-500.

ARTICLE 5

**Traffic noise exposure affects telomere length in
nestling house sparrows**

Sous presse dans Biology Letters

Traffic noise exposure affects telomere length in nestling house sparrows

Alizée Meillère*, François Brischoux, Cécile Ribout, Frédéric Angelier

Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372 CNRS, Villiers-en-Bois, F-79360, France

Short title: Anthropogenic noise affects telomeres

*Corresponding author (alinee.meillere@gmail.com)

Accepted in **Biology Letters**

Abstract

In a consistently urbanizing world, anthropogenic noise has become almost omnipresent, and there are increasing evidences that high noise levels can have major impacts on wildlife. While the effects of anthropogenic noise exposure on adult animals have been widely studied, surprisingly, there has been little consideration of the effects of noise pollution on developing organisms. Yet, environmental conditions experienced in early-life can have dramatic life-long consequences for fitness. Here, we experimentally manipulated the acoustic environment of free-living house sparrows (*Passer domesticus*) breeding in nest-boxes. We focused on the impact of such disturbance on nestlings' telomere length and fledging success, as telomeres (the protective ends of chromosomes) appear to be a promising predictor of longevity. We showed that despite the absence of any obvious immediate consequences (growth and fledging success), nestlings reared under traffic noise exposure exhibited reduced telomere lengths compared to their unexposed neighbours. Although the mechanisms responsible for this effect remain to be determined, our results provide the first experimental evidence that noise alone can affect a wild vertebrate's early-life telomere length. This suggests that noise exposure may entail important costs for developing organisms.

Key-words: anthropogenic noise; development, house sparrow; telomere length.

Introduction

In many vertebrate species, it is widely established that environmental conditions experienced in early-life can shape individual life histories, particularly due to influence on phenotypic development [1]. Over the last decade, there has been growing interest in understanding the mechanisms underlying the long-term consequences of developmental conditions on fitness [1]. Telomere length has recently been suggested as a relevant molecular tool to investigate this question because it appears to be a promising predictor of survival in wild vertebrates [2–4]. Made of repetitive non-coding sequences of DNA, telomeres protect chromosomes during cell division [2]. Telomeres shorten throughout the life of an organism, and this rate of shortening can be accelerated by environmental stressors [5,6]. Previous studies have shown that most telomere loss occurs in early-life (e.g. [7]). Environmental conditions experienced during development are thus likely to be a particularly important driver of telomere shortening [8,9], and consequently, might entail important costs (e.g. reduced longevity [3]).

To date, most research addressing the impact of environmental conditions on phenotypic development has only considered changes in various aspect of the natural environment (e.g. nutritional conditions, sibling competition [1,8–10]). However, in a rapidly urbanizing world, organisms are exposed to novel environmental challenges [11], and in particular, to large increases in the level of background noise. Anthropogenic noise has become nearly omnipresent and can have major impacts on wildlife [12], making noise pollution a research priority. The effects of anthropogenic noise exposure on adult animals have been widely studied, mainly in the context of acoustic communication (reviewed in [12]). But surprisingly, there has been very little consideration of the likely effects of noise pollution on developing organisms (but see [13]). Anthropogenic noise could alter phenotypic development through direct impact on the developing organism (e.g. noise-induced developmental stress [13]), or indirect impact through altered parental behaviour [14,15]. Accordingly, organisms that develop in a noisy environment are overall likely to be of poor phenotypic quality [14]. However, the potential influence of early-life noise exposure on phenotypic development has yet to be explored in wild populations.

Here, we experimentally investigate the impact of chronic anthropogenic noise exposure on telomere length and fledging success of developing wild birds, by manipulating the acoustic environment (traffic noise vs. control) of free-living house sparrows (*Passer domesticus*) breeding in nest-boxes. To explore the causes of potential difference in telomere length between

sound treatments, we also examine the effect of noise exposure on morphological (i.e. body size and condition) and physiological (i.e. baseline corticosterone level) parameters. We predicted that nestlings reared under traffic noise exposure should have shorter telomeres, be of poorer phenotypic quality (reduced size and condition), have increased physiological stress (i.e. increased corticosterone levels) and have a lower fledging success relative to controls.

Material and methods

The field experiment was conducted on a population of house sparrows breeding in nest-boxes at the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (46°08'52" N, 0°25'34" W), France. During the 2013 breeding period, nest-boxes were exposed to either a playback of traffic noise ("disturbed treatment", noise levels at the entrance hole: 63.3 ± 1.7 dB(A), 21 nest-boxes) or the rural background noise of the study site ("control treatment", noise levels: 43.0 ± 0.5 dB(A), 46 nest-boxes). Treatment began several weeks before egg-laying and ended at the end of the chick-rearing period, and consisted of a traffic noise recording that was played for six hours a day, seven days a week, using Logitech LS11 stereo speakers and iPod shuffles. Speakers were hidden 3-4m from the nest-boxes and volume was adjusted to produce noise levels similar to those experienced by birds breeding in urban environments [15]. We visited the nest-boxes every two days to determine occupancy rates, laying dates, clutch sizes and hatching dates. None of these variables were affected by sound treatment (see [15] and electronic supplementary material for details).

When nestlings were 9-days old, we collected morphological (body size and condition), physiological (baseline corticosterone level), and molecular (telomere length) data. Specifically, 37 nestlings (21 "disturbed nestlings" from 9 broods and 16 "control nestlings" from 7 broods) were measured (tarsus, bill and wing lengths) and weighed. Body size and body condition indices were calculated using these morphological measurements (see electronic supplementary material). In addition, nestlings were blood sampled (50-100 μ L) within 3min of capture and ringed with a numbered metal ring. Finally, we checked the nest-boxes 17 days after hatching to record fledging success.

Blood samples were centrifuged (4500 rpm, 7min), and plasma and red blood cells were separated and stored at -20°C until analysed. Plasma concentrations of corticosterone were measured by radio-immunoassay. Genomic DNA was extracted from frozen red blood cells using

DNeasy Blood and Tissue Kit (Qiagen) according to the manufacturer's protocol. The sex of nestlings was then determined by molecular sexing. Telomeres were finally measured using real-time quantitative PCR, following a protocol previously validated for birds (see [16] and electronic supplementary material for details on assays).

Statistical analyses were performed in R.3.1.0. We used linear mixed models (LMMs) with “body size”, “body condition”, log-transformed “baseline corticosterone” or log-transformed “telomere length” as our dependent variable, “sound treatment” (disturbed vs. control), “sex”, “brood size” and 2-way interactions as independent variables/factors, and “nest identity” as a random factor. For telomere and corticosterone analyses, we also included “body condition” as an independent variable. Fledging success was analysed on a per brood basis. We used generalized linear models (GLMs, binomial error distribution, logit link function) with “fledging success” (proportion of nestlings that fledged) as our dependent variable, and “sound treatment”, brood size and their interaction as independent variables/factors.

Results

Noise exposure did not affect nestlings' growth, condition and fledging success: disturbed nestlings had similar body size (LMM: sound treatment effect: $F_{1,14} = 0.13$, $p = 0.720$; **figure 1a**, **table 1a**), body condition (LMM: $F_{1,14} = 1.08$, $p = 0.318$; **figure 1b**, **table 1b**) and fledging success (GLM: parameter estimates [logits]—disturbed vs. control: -2.01 ± 1.29 , $X^2_I = 2.42$, $p=0.120$) as controls. Moreover, baseline corticosterone levels did not differ between disturbed and control nestlings (LMM: $F_{1,13} = 0.12$, $p = 0.740$; **figure 1c**, **table 1c**). However, the sound treatment affected nestlings' telomere length (LMM: $F_{1,13} = 9.77$, $p = 0.008$; **figure 1d**, **table 1d**), with nestlings reared under chronic noise exposure having significantly shorter telomeres than controls. There were no significant effects of sex, body condition or brood size on telomere length (all $p > 0.394$; **table 1d**).

Table 1. Effect of noise exposure on nestlings' (a) body size, (b) body condition, (c) baseline corticosterone level (log-transformed), and (c) telomere length (log-transformed). Fitted models include sound treatment, sex, brood size and body condition (for (c-d) only), with nest as a random factor. All 2-ways interactions were non-significant ($p > 0.221$) and were removed from the models.

dependent variable	independent variable/factor	$\beta \pm \text{s.e.}$	<i>F</i>	<i>p</i>
a) body size	intercept	2.28 ± 1.87	-	-
	sound treatment ^a	0.28 ± 0.76	0.13	0.720
	sex ^b	0.18 ± 0.40	0.20	0.660
	brood size	-0.57 ± 0.40	2.03	0.178
b) body condition	intercept	2.01 ± 1.35	-	-
	sound treatment ^a	-0.57 ± 0.55	1.08	0.318
	sex ^b	-0.33 ± 0.44	0.59	0.453
	brood size	-0.33 ± 0.29	1.28	0.279
c) baseline corticosterone	intercept	1.92 ± 0.64	-	-
	sound treatment ^a	-0.09 ± 0.25	0.12	0.740
	sex ^b	-0.17 ± 0.23	0.55	0.467
	brood size	-0.05 ± 0.14	0.14	0.719
	body condition	-0.14 ± 0.09	2.62	0.124
d) telomere length	intercept	0.23 ± 0.13	-	-
	sound treatment ^a	-0.15 ± 0.05	9.77	0.008 **
	sex ^b	0.03 ± 0.05	0.36	0.555
	brood size	-0.01 ± 0.03	0.27	0.607
	body condition	-0.02 ± 0.02	0.76	0.394

Parameter estimates \pm s.e. are reported and significant variables are shown in bold.

^a Estimate is for noise treatment compared to control.

^b Estimate is for male compared to female.

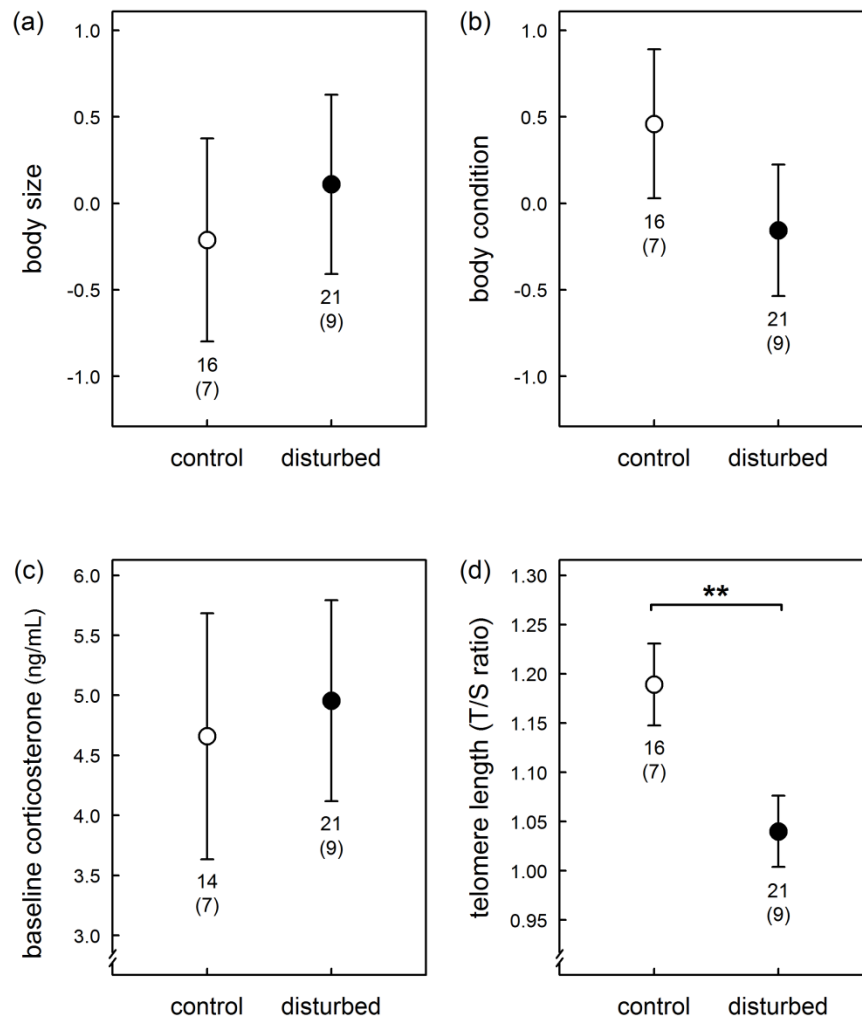


Figure 1. Effect of noise exposure on nestlings' (a) body size, (b) body condition, (c) baseline corticosterone level, and (d) telomere length. Filled circles represent disturbed nestlings and open circle represent controls (means \pm s.e. from LMMs including nest identity as a random factor). Significant effect of sound treatment is symbolized: ** $p < 0.010$. Numbers below bars indicate sample size (nestlings (broods)).

Discussion

Only a few studies have investigated the effects of noise pollution on nestlings directly (e.g. [13,17,18]). Overall, they report that noise exposure has subtle effects on physiology and behaviour of nestlings (stress physiology, [13]; begging calls, [17,18]) without obvious effects on growth, condition or fledging success. Strengthening these results, we found a strong and

significant effect of noise exposure on nestling telomere length, but no effect on body size, body condition, and fledging success. Recent studies have shown that early-life telomere length can be a reliable predictor of future life expectancy and fitness (see [2–4]). Reduced telomere length of disturbed nestlings may therefore suggest a detrimental effect of noisy environments on developing sparrows that may carry-over later in life (i.e. reduced fitness). Future investigations should usefully assess the potential fitness consequences of reduced nestlings' telomere length.

The proximate causes of the effect of noise on telomere length remain to be determined. Genetic (e.g. inheritance of short telomeres by parents of poor quality), parental (e.g. reduced parental investment) and/or environmental (e.g. noise-induced stress) factors could all be involved [2,4]. The similar occupancy rates (disturbed: 52.4%, control: 54.4%) and high availability of unoccupied control nest-boxes (21 nest-boxes) suggest that low-quality individuals were not excluded from undisturbed nest-boxes by high-quality sparrows [15]. Moreover, there were no differences in clutch size or body size and condition of parents —proxies for individual quality— between sound treatments (see electronic supplementary material). Overall, parent quality is thus unlikely to have differed across the two sound treatments. Shorter telomeres are also unlikely to result from altered parental behaviour and nutritional restriction because of similar growth and fledging success between disturbed and control nestlings [14]. Accelerated telomere attrition of disturbed nestlings could result from oxidative stress, via noise-induced physiological stress (e.g. elevated stress hormones [4]). Indeed, recent studies have suggested that exposure to stress can accelerate telomere loss (see [4,10,19,20]). Here, we did not detect any effect of noise exposure on baseline corticosterone levels, suggesting that reduced telomere length did not result from an increased secretion of stress hormones. Importantly, we measured immediate corticosterone levels (when the chicks were 9 days old). It is plausible that an integrative measure of corticosterone levels (for instance, in the feathers) may provide a more accurate assessment of the stress levels experienced by the chicks throughout their development [21]. In addition, other factors could have accounted for the difference in telomere length between experimental chicks and controls. For instance, noise exposure may have increased the activity level of nestlings, or disrupted their normal sleep-wake cycle. Overall, these modifications may have increased oxidative stress and DNA damages, potentially explaining the results we found [4,20]. Future mechanistic studies should more deeply investigate the proximate mechanisms that mediate the effect of noise on telomere length in nestlings. Since early exposure

to corticosterone and oxidative stress can affect telomere dynamics [10,20], specific attention should be paid to oxidative stress and integrative measures of corticosterone levels.

Our experiment demonstrates, for the first time, that anthropogenic noise can affect nestlings' telomere length without any obvious morphological effects. This finding raises fascinating questions regarding the impact of anthropogenic noise on life history trajectories in wild populations. Furthermore, our results highlight the importance of investigating the impact of human-induced changes on cryptic aspects of phenotypic development to fully understand the influence of anthropogenic environments on populations.

Ethics

All applicable institutional and/or national guidelines for the care and use of animals were followed, and all experimental procedures were approved by the “Comité d’Ethique en Expérimentation Animale Poitou-Charentes”, France (permit number: CE2013-3).

Acknowledgements

We thank G. Gouchet, S. Ruault, L. Sourisseau, J.K. Grace for their kind assistance. We also thank two anonymous reviewers for constructive comments.

Funding

This work was supported by the Fyssen Foundation and by the CNRS. AM was supported by the “Région Poitou-Charentes” and the “Conseil Général des Deux-Sèvres”.

Data accessibility

Raw data are provided in the electronic supplementary material.

Authors' contributions

A.M., F.B. and F.A. conceived and designed the field experiment. A.M. collected and analysed the data. F.A. and C.R. performed telomere assays. A.M., F.B. and F.A. wrote the manuscript. All authors approved the final version of the manuscript.

References

1. Monaghan, P. 2008 Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philos. Trans. R. Soc. B* **363**, 1635–1645.
2. Monaghan, P. & Haussmann, M. F. 2006 Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends Ecol. Evol.* **21**, 47–53.
3. Heidinger, B. J., Blount, J. D., Boner, W., Griffiths, K., Metcalfe, N. B. & Monaghan, P. 2012 Telomere length in early life predicts lifespan. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **109**, 1743–1748.
4. Monaghan, P. 2014 Organismal stress, telomeres and life histories. *J. Exp. Biol.* **217**, 57–66.
5. Angelier, F., Vleck, C. M., Holberton, R. L. & Marra, P. P. 2013 Telomere length, non-breeding habitat and return rate in male American redstarts. *Funct. Ecol.* **27**, 342–350.
6. Asghar, M., Hasselquist, D., Hansson, B., Zehindjiev, P., Westerdahl, H. & Bensch, S. 2015 Hidden costs of infection: Chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science* **347**, 436–438.
7. Salomons, H. M., Mulder, G. A., van de Zande, L., Haussmann, M. F., Linskens, M. H. & Verhulst, S. 2009 Telomere shortening and survival in free-living corvids. *Proc. R. Soc. B* **276**, 3157–3165.
8. Nettle, D., Monaghan, P., Gillespie, R., Brilot, B., Bedford, T. & Bateson, M. 2015 An experimental demonstration that early-life competitive disadvantage accelerates telomere loss. *Proc. R. Soc. B* **282**, 20141610.
9. Reichert, S., Criscuolo, F., Zahn, S., Arrivé, M., Bize, P. & Massemin, S. 2015 Immediate and delayed effects of growth conditions on ageing parameters in nestling zebra finches. *J. Exp. Biol.* **218**, 491–499.
10. Herborn, K. A., Heidinger, B. J., Boner, W., Noguera, J. C., Adam, A., Daunt, F. & Monaghan, P. 2014 Stress exposure in early post-natal life reduces telomere length: an experimental demonstration in a long-lived seabird. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20133151.
11. McKinney, M. L. 2002 Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* **52**, 883–890.
12. Francis, C. D. & Barber, J. R. 2013 A framework for understanding noise impacts on wildlife: an urgent conservation priority. *Front. Ecol. Environ.* **11**, 305–313.
13. Crino, O. L., Johnson, E. E., Blickley, J. L., Patricelli, G. L. & Breuner, C. W. 2013 Effects of experimentally elevated traffic noise on nestling white-crowned sparrow stress physiology, immune function and life history. *J. Exp. Biol.* **216**, 2055–2062.
14. Schroeder, J., Nakagawa, S., Cleasby, I. R. & Burke, T. 2012 Passerine Birds Breeding under Chronic Noise Experience Reduced Fitness. *Plos One* **7**, e39200.

15. Meillère, A., Brischoux, F. & Angelier, F. 2015 Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behav. Ecol.* **26**, 569–577.
16. Criscuolo, F., Bize, P., Nasir, L., Metcalfe, N. B., Foote, C. G., Griffiths, K., Gault, E. A. & Monaghan, P. 2009 Real-time quantitative PCR assay for measurement of avian telomeres. *J. Avian Biol.* **40**, 342–347.
17. Leonard, M. L. & Horn, A. G. 2008 Does ambient noise affect growth and begging call structure in nestling birds? *Behav. Ecol.* **19**, 502–507.
18. Swaddle, J. P., Kight, C. R., Perera, S., Davila-Reyes, E. & Sikora, S. 2012 Constraints on acoustic signaling among birds breeding in secondary cavities: The effects of weather, cavity material, and noise on sound propagation. *Ornithol. Monogr.* **74**, 63–77.
19. Hau, M., Haussmann, M. F., Greives, T. J., Matlack, C., Costantini, D., Quetting, M., Adelman, J. S., Miranda, A. C. & Partecke, J. 2015 Repeated stressors in adulthood increase the rate of biological ageing. *Front. Zool.* **12**, 1–10.
20. Haussmann, M. F., Longenecker, A. S., Marchetto, N. M., Juliano, S. A. & Bowden, R. M. 2012 Embryonic exposure to corticosterone modifies the juvenile stress response, oxidative stress and telomere length. *Proc. R. Soc. B* **279**, 1447–1456.
21. Jenni-Eiermann, S., Helfenstein, F., Vallat, A., Glauser, G. & Jenni, L. 2015 Corticosterone effects on feather quality and deposition into feathers. *Meth. Ecol. Evol.* **6**, 237–246.

Electronic supplementary material

Traffic noise exposure affects telomere length in nestling house sparrows

Alizée Meillère, François Brischoux, Cécile Ribout, Frédéric Angelier

Supplementary Methods

(a) Experimental noise exposure

We recorded the traffic noise used for playback 5 meters from a 4-lane highway near Paris (48°44'52"N, 2°11'49"E) with a Zoom H4n recorder (Zoom Corporation, Tokyo, Japan). The traffic noise recording used in the experiment and all the sound analyses and experimental procedures are described in detail in a related article [1]. Briefly, we started sound treatment several weeks before sparrows began laying eggs. To broadcast the traffic noise recording for the “disturbed treatment”, we used iPod shuffles (Apple Inc., Cupertino, CA) connected to Logitech LS11 stereo speakers (Logitech, Fremont, CA; frequency response: 70-20000 Hz) that were hidden approximately 3-4 meters from the nest-boxes (2 speakers for 4-5 neighbouring nest-boxes). The traffic noise recording was played in a loop, six hours a day (from 9 to 12 am and from 2 to 5 pm), seven days a week. As a result, disturbed nest-boxes were exposed to traffic noise that produced noise levels similar to those experienced by birds breeding in urban environments (disturbed nest-boxes: 63.32 ± 1.65 dB(A) at the entrance hole, urban areas: 61.35 ± 1.21 dB(A)), but higher than those experienced by birds breeding in control nest-boxes (43.04 ± 0.47 dB(A) at the entrance hole, see [1] for details). Moreover, because disturbed and control nest-boxes were located in the same site, this experimental design allowed us to separate the effects of noise from other confounding environmental factors (e.g. food availability, predation pressure). Over the course of the study, we checked all nest-boxes every two days to determine laying dates, clutch sizes, hatching dates and brood sizes. Occupancy rates (Pearson’s Chi-squared test: $X^2_1 = 0.02$, $p = 0.881$; disturbed: 52.4 %, control: 54.3 %), laying dates (t -test: $t = 0.12$, $p = 0.908$) and clutch sizes (Wilcoxon-Mann-Whitney test: $Z = -0.28$, $p = 0.779$; disturbed: 5.0 ± 0.3 eggs, control: 4.9 ± 0.4 eggs) did not differ between control and disturbed nests.

(b) Nestling body size and condition

When nestlings were 9-days old, we measured their wing (steel rule: ± 0.5 mm), tarsus, and bill lengths (caliper: ± 0.1 mm), and their body mass (electronic balance: ± 0.1 g). To assess nestling size and condition [2], a body size index was calculated using the first factor from a principal component analysis on the three body size measurements. The first factor explained 91.1 % of the size variation in nestlings. Body condition was then expressed as the residual mass from a linear regression relating body mass to body size ($r^2 = 0.81$, $n = 37$, $p < 0.001$).

(c) Molecular sexing, corticosterone and telomere assays

All laboratory analyses were performed at the Centre d'Etudes Biologique de Chizé (CEBC). Plasma corticosterone levels were measured in duplicate by radio-immunoassay, as previously described [3]. The minimum detectable corticosterone level was 0.83 ng.mL^{-1} , and the intra- and inter-assay coefficients of variation were 7.07% and 9.99% respectively. Because two nestlings were not blood sampled within 3 minutes of capture, their corticosterone levels could not be considered to reflect baseline levels [4], and were thus removed from corticosterone analyses.

The sex of nestlings was determined by molecular sexing as detailed in [5]. Telomere lengths were measured using a real-time quantitative PCR (qPCR) technique previously validated for birds (see [6] for details). We selected the GAPDH (glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase) gene as our reference gene ('single-copy gene') because it has already been successfully used for telomere measurements by qPCR in birds, and more specifically, in passerine species [6–9]. This qPCR method has been successfully used in several vertebrate species and gives similar results to the Telomere Restriction Fragment method (TRF, [6–10]). Samples were first digested with proteinase K, and DNA was then extracted from red blood cells using DNeasy Blood and Tissue Kit (Qiagen). DNA quality was checked by gel electrophoresis and optical density spectrophotometry [11], and there was no sign of DNA degradation. qPCR for both GAPDH and telomeres was performed using 5 ng of DNA per reaction. The telomere primers (Tel1b and Tel2b) were used at a concentration of 800 nM. The GAPDH primers (GAPDH_F and GAPDH_R) were used at a concentration of 200 nM. The 96-well plate included a standard curve, which consisted of various concentrations of pooled house sparrow DNA ($10\text{--}2.5 \text{ ng.mL}^{-1}$). This standard curve was used to generate a reference curve to control for the amplifying efficiency of the qPCR [6]. The efficiency of our qPCR was within the acceptable range for both GAPDH and telomere qPCR (GAPDH: 106 %, $r^2 = 0.987$, Telomere:

104%, $r^2 = 0.958$). For both GAPDH and telomeres, all samples were run on a single plate and the intra-plate CVs were respectively 0.47% for GAPDH and 1.27 % for telomere qPCR.

(d) Statistical analysis

All statistical analyses were performed in R.3.1.0 [12]. We analysed “body size”, “body condition”, baseline corticosterone levels, and “telomere length” data using linear mixed models (LMMs, normal error distribution, identity link function). We used “sound treatment” (disturbed vs. control), “sex” (male vs. female) and “brood size” as independent variables/factors, and nest identity as a random factor to control for the non-independence of siblings. Each full model also included all 2-way interactions between “sound treatment” and other independent variables. For telomere and corticosterone analyses, we also included “body condition” as an independent variable because condition could possibly affect both telomere length and baseline corticosterone level (the results were similar when using body size or body mass in the model). Telomere lengths and corticosterone levels were log-transformed to ensure the normality of model residuals, but we present non-transformed values in Figure 1 to facilitate interpretation. LMMs were fitted using restricted maximum likelihood (REML) estimation. Finally, because all 9-days old nestlings of a given nest were either all successful at fledging or all failed, we could not analyse fledging success using mixed models with nest identity as random factor. Thus, we analysed the data on fledging success on a per brood basis (proportion of nestlings that fledged; binary response variable 0/1), using generalized linear models (GLMs, binomial error distribution, logit link function) with “sound treatment”, “brood size” and their interaction as independent variables/factors.

Supplementary Analysis

To better test whether parent quality could have differed across the two sound treatments, we performed supplementary analyses using body size and condition of parents as proxies for individual quality.

(a) Parent body size and condition

13 parents (out of the 16 studied nests) were captured at their nest-box during the chick-rearing period. Captured adults were measured (wing, tarsus, and bill length), weighed and

released at their nest. As for nestlings, a body size index was calculated using the first factor from a principal component analysis on the three body size measurements. The first factor explained 50.8 % of the size variation. Body condition was then expressed as the residual mass from a linear regression relating body mass to body size ($r^2 = 0.58$, $n = 13$, $p = 0.0014$).

(b) Statistical analysis

To test whether body size and body condition of parents differed across the two sound treatments, we used two-way ANOVAs with “sound treatment” (disturbed vs. control), “sex” (male vs. female) and interaction as independent factors.

(c) Results

Parent’s body size and condition did not differ between sound treatments (ANOVA: body size: $F_{1,11} = 0.31$, $p = 0.591$; body condition: $F_{1,11} = 1.22$, $p = 0.293$). Moreover, there were no significant effects of sex or the “sound treatment \times sex” interaction (all $p > 0.127$). We obtained the same results when analyses were done using the body size measurements or body mass (all $p > 0.577$).

Data used for analysis

(a) Adults

nest	treatment	sex	size	condition
A	disturbed	F	0.900	1.370
C	control	M	2.423	0.890
D	disturbed	F	-0.110	-0.116
E	control	F	-1.152	0.128
F	control	M	0.554	-1.417
G	disturbed	F	-1.929	0.931
H	control	M	-1.856	0.134
I	control	F	-0.557	-1.011
L	control	F	1.424	0.195
M	disturbed	F	-0.168	1.037
N	disturbed	M	-0.935	0.031
O	control	F	0.480	-0.450
P	disturbed	M	0.925	-1.453

(b) Nestlings

nest	treatment	sex	brood size	size	condition	cort	telomere length	fledging
A	disturbed	M	4	-3.550	-1.486	7.38	0.829	no
A	disturbed	F	4	-1.721	0.520	0.95	1.155	no
A	disturbed	F	4	-1.158	0.568	1.72	0.986	no
B	disturbed	F	5	-1.263	1.246	0.85	1.121	no
C	control	F	4	-0.281	0.985	4.31	1.102	yes
C	control	F	4	-0.642	-1.304	5.93	1.202	yes
D	disturbed	M	4	0.561	-1.979	3.86	1.072	yes
D	disturbed	M	4	1.239	-2.227	4.76	1.128	yes
D	disturbed	M	4	1.838	-0.631	6.92	1.237	yes
E	control	F	5	-1.567	1.630	NA	1.549	no
E	control	F	5	-2.043	0.145	NA	1.485	no
E	control	F	5	-2.553	0.648	8.61	1.067	no
E	control	M	5	-2.895	0.686	10.45	1.135	no
F	control	F	2	1.853	2.456	1.84	1.116	yes
F	control	F	2	2.019	1.135	4.86	1.081	yes
G	disturbed	F	5	0.513	-0.558	12.52	1.054	no
G	disturbed	M	5	1.047	0.638	7.26	1.002	no
G	disturbed	M	5	2.245	3.211	0.95	0.960	no
G	disturbed	M	5	1.162	-0.557	5.39	0.843	no
H	control	M	5	-1.677	-0.254	8.89	1.339	no
H	control	F	5	-2.043	-0.835	4.57	1.187	no
H	control	M	5	1.329	-0.138	1.16	1.454	no
H	control	F	5	-1.126	-1.087	3.32	1.090	no
I	control	F	5	-2.019	2.424	6.32	0.948	yes
J	disturbed	F	5	-1.009	1.115	5.39	0.866	no
K	disturbed	M	5	-0.623	-0.537	1.36	1.087	no
L	control	M	6	1.290	0.328	1.56	0.961	yes
L	control	M	6	0.844	-2.319	1.95	1.194	yes
M	disturbed	M	4	-0.565	-1.135	2.16	1.410	no
M	disturbed	F	4	-0.099	0.177	18.35	0.935	no
N	disturbed	F	5	2.780	-0.893	1.38	1.014	yes
N	disturbed	F	5	1.110	-1.568	5.73	0.929	yes
N	disturbed	F	5	0.154	-2.451	7.52	1.017	yes
N	disturbed	M	5	2.140	-0.510	2.26	1.086	yes
O	control	F	4	1.379	0.977	1.47	1.179	yes
P	disturbed	M	3	1.034	0.659	4.22	1.012	yes
P	disturbed	F	3	2.300	0.918	3.12	1.078	yes

Supplementary References

1. Meillère, A., Brischoux, F. & Angelier, F. 2015 Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behav. Ecol.* **26**, 569–577.
2. Schulte-Hostedde, A. I., Zinner, B., Millar, J. S. & Hickling, G. J. 2005 Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* **86**, 155–163.
3. Lormée, H., Jouventin, P., Trouve, C. & Chastel, O. 2003 Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis* **145**, 212–219.
4. Romero, L. M. & Reed, J. M. 2005 Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **140**, 73–79.
5. Fridolfsson, A.-K. & Ellegren, H. 1999 A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J. Avian Biol.* **30**, 116–121.
6. Criscuolo, F., Bize, P., Nasir, L., Metcalfe, N. B., Foote, C. G., Griffiths, K., Gault, E. A. & Monaghan, P. 2009 Real-time quantitative PCR assay for measurement of avian telomeres. *J. Avian Biol.* **40**, 342–347.
7. Bize, P., Criscuolo, F., Metcalfe, N. B., Nasir, L. & Monaghan, P. 2009 Telomere dynamics rather than age predict life expectancy in the wild. *Proc. R. Soc. B* **276**, 1679–1683.
8. Heidinger, B. J., Blount, J. D., Boner, W., Griffiths, K., Metcalfe, N. B. & Monaghan, P. 2012 Telomere length in early life predicts lifespan. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **109**, 1743–1748.
9. Angelier, F., Vleck, C. M., Holberton, R. L. & Marra, P. P. 2013 Telomere length, non-breeding habitat and return rate in male American redstarts. *Funct. Ecol.* **27**, 342–350.
10. Cawthon, R. M. 2002 Telomere measurement by quantitative PCR. *Nucleic Acids Res.* **30**, e47.
11. Nussey, D. H. et al. 2014 Measuring telomere length and telomere dynamics in evolutionary biology and ecology. *Methods Ecol. Evol.* **5**, 299–310.
12. R Core Team 2014 *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.

5. CONCLUSIONS DU CHAPITRE 2

Dans ce chapitre, nous avons essayé d'examiner l'impact de la pollution sonore sur de nombreux paramètres et mécanismes rarement considérés jusque-là. Grâce à une approche expérimentale en population naturelle, dans laquelle nous avons exposés des moineaux domestiques à une pollution sonore chronique (bruit de trafic routier) pendant toute leur période de reproduction, nous avons montré que :

- Les parents exposés au bruit d'origine anthropique ont des distances de fuite plus grandes (**Article 3**) que les parents non exposés, c'est-à-dire qu'ils quittent leur nid plus rapidement (prennent moins de risque) quand un « danger » approche. Ces résultats suggèrent que les moineaux pourraient compenser leur capacité réduite à détecter un prédateur dans les environnements bruyants en augmentant leur vigilance.
- L'exposition au bruit d'origine anthropique ne semble pas affecter les performances de reproduction des moineaux : succès d'éclosion, succès d'envol, taille et condition des poussins (**Articles 3, 4, et 5**). Ces résultats suggèrent que (1) malgré la modification de comportement dans un environnement bruyant, les parents sont tout de même capables de maintenir un effort reproducteur suffisant (incubation des œufs, approvisionnement des poussins), et que (2) les poussins ne semblent pas directement impactés par le bruit.
- Les poussins élevés dans un environnement sonore bruyant ont des niveaux de corticostérone, basale et induite par un stress, similaires aux poussins non exposés au bruit (**Article 4**). Ces résultats suggèrent, d'une part, que les poussins de moineaux ne perçoivent pas ce bruit comme stressant, et d'autre part, que l'ontogénie de la physiologie du stress (développement de l'axe HPA) n'est pas particulièrement affectée par l'exposition au bruit.
- Les poussins élevés dans un environnement bruyant ont des télomères plus courts que les poussins non exposés (**Article 5**), suggérant que le bruit pourrait potentiellement avoir des effets négatifs à long-terme. Cependant, compte tenu du fait que le bruit ne semble pas impacter la croissance, la condition et la physiologie du stress des poussins, les mécanismes sous-jacents des effets observés du bruit sur les télomères restent pour l'instant sans réponse.

De manière générale, ces résultats suggèrent que les moineaux domestiques ne sont pas particulièrement sensibles au bruit d'origine anthropique. Cependant compte tenu de certains résultats (télomères notamment), de nombreuses questions restent encore sans réponse et nécessiteront des investigations supplémentaires. De plus, il est important de souligner que cette

étude expérimentale s'est déroulée pendant la saison de reproduction de 2013, une année caractérisée par des conditions climatiques particulièrement mauvaises pour la reproduction des passereaux (faibles températures et fortes précipitations ; Gładalski et al., 2014). De ce fait, la condition corporelle des poussins et le succès reproducteur étaient de, façon générale, très faibles dans notre site d'étude. Ces conditions environnementales extrêmes pourraient donc avoir obscurci les effets potentiels du bruit sur les paramètres que nous avons étudiés, puisque tous les poussins (dérangés et non dérangés) souffraient de ces conditions climatiques défavorables. Il serait donc intéressant de renouveler cette expérience dans des conditions favorables pour la reproduction des passereaux afin de pouvoir pleinement comprendre les effets potentiels du bruit urbain sur le développement et la physiologie des poussins.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Au cours de cette thèse, nous avons utilisé des études corrélatives et expérimentales à différents niveaux (l'urbanisation dans sa globalité et à l'échelle de certaines de ces contraintes) afin d'essayer de mieux comprendre, d'une part, l'influence globale de l'urbanisation sur les passereaux, et d'autre part, l'impact que certaines contraintes caractéristiques des environnements urbains (pollution par les métaux lourds et pollution sonore) pouvaient avoir sur les individus urbains. Pour cela, nous avons essayé d'utiliser une approche fonctionnelle pluridisciplinaire en intégrant, notamment, des approches éco-physiologiques et éco-toxicologiques qui fournissent des outils indispensables à une meilleure compréhension de l'influence de l'urbanisation sur les vertébrés.

Dans un premier temps, l'approche globale de l'influence de l'urbanisation par l'étude des variations phénotypiques de la taille, de la condition et de la physiologie du stress des moineaux domestiques le long du gradient d'urbanisation a permis de mettre en évidence certaines tendances générales de l'influence de l'urbanisation sur cette espèce (**Article 1** et **Résultats préliminaires**). Grâce à l'utilisation d'une approche intégrative utilisant de multiples paramètres indicateurs de la condition des individus (mesures structurelles, morphologiques et physiologiques), nous avons pu mettre en évidence que les moineaux domestiques ne sont pas contraints énergétiquement par l'environnement urbain dans leur vie adulte. En effet, nous n'avons observé aucune preuve d'un effet de l'urbanisation sur la condition des moineaux (indice morphologique et paramètres physiologiques), et ce, même en s'intéressant à deux stades de vie pour lesquels les demandes énergétiques sont particulièrement importantes. En revanche, les résultats de ces deux études (plus petite taille du tarse des individus urbains, et différences de l'état nutritionnel et de la qualité des plumes entre les juvéniles urbains et ruraux) suggèrent que les conditions nutritionnelles des environnements urbains pourraient être inappropriées ou insuffisantes en termes qualitatifs pour satisfaire tous les besoins nutritionnels des moineaux pendant leur développement et que par conséquent, les passereaux urbains ont de fortes chances d'être contraints par leur environnement pendant leur phase de développement. Dans ce contexte, il serait donc important d'examiner maintenant (1) si les poussins sont effectivement contraints pendant leur développement dans les environnements urbains, et (2) quelles conséquences cela pourrait avoir sur le succès reproducteur des individus urbains.

Pour pouvoir aborder ces questions, en début de thèse nous avons installé plus d'une centaine de nichoirs dans différents sites de l'agglomération de Niort afin de pouvoir suivre la reproduction des moineaux urbains et la comparer avec celle des moineaux ruraux se reproduisant dans les nichoirs déjà présents au CEBC. Malheureusement, au cours de ces 3 années de thèse, les nichoirs urbains n'ont pas été occupés par les moineaux, et nous n'avons donc pas pu avoir accès à ces données. Cependant, dès la première année d'installation, des mésanges charbonnières (*Parus major*) se sont reproduits dans nos nichoirs urbains. Nous avons donc installé une centaine des nichoirs supplémentaires dans la forêt de Chizé entourant le CEBC, et avons ainsi pu récolter des données sur la reproduction des mésanges charbonnières en milieu urbain et en milieu rural. Notamment, nous avons relevé plusieurs paramètres de la reproduction (date de ponte, taille de ponte, date d'éclosion, taille de nichée, succès d'éclosion et succès d'envol) et effectuer un certain nombre de mesures (masse, et longueurs du bec, du tarse et de l'aile) et prélèvements (plumes et sang) sur les poussins. L'analyse de ces données devrait maintenant pouvoir nous permettre d'examiner les possibles contraintes de l'environnement urbain sur le développement des poussins et d'essayer de mieux comprendre les conséquences de la vie urbaine sur la reproduction des passereaux.

Dans la littérature, l'influence de l'urbanisation sur la physiologie du stress chez les oiseaux apparaît particulièrement complexe et incohérente (voir Bonier, 2012). A l'heure actuelle aucune tendance générale n'a pu être mise en évidence, et il en est de même dans notre étude. En effet, nous avons observé de fortes différences dans la réponse au stress des individus des 4 populations étudiées dans l'**Article 1**, mais ces différences n'étaient pas liées au degré d'urbanisation. La physiologie du stress des vertébrés peut être influencée par de nombreux facteurs intrinsèques (par exemple : âge, sexe, qualité, statut reproducteur) et/ou extrinsèques (par exemple : climat, risque de prédation, pollution, Dantzer et al., 2014), rendant difficile l'évaluation de l'influence globale de l'urbanisation sur les mécanismes physiologiques associés au stress. Afin de mieux comprendre comment l'urbanisation peut affecter la physiologie du stress des vertébrés, il apparaît donc nécessaire de mieux comprendre, d'abord, comment les contraintes environnementales associées à l'urbanisation peuvent affecter ces mécanismes physiologiques.

Dans un second temps nous nous sommes donc intéressés à l'influence de l'urbanisation sur la contamination par les métaux lourds et son lien avec la physiologie du stress chez les passereaux. L'approche éco-toxicologique et éco-physiologique utilisée dans l'**Article 2** nous a permis de montrer que l'urbanisation est effectivement associée à une contamination plus élevée par les métaux lourds chez les individus urbains par rapport à leurs conspécifiques ruraux, et ce, même dans des villes de taille moyenne. Cette contamination n'est donc pas seulement limitée à des zones fortement urbanisées ou industrialisées, mais en comparaison, reste tout de même relativement faible dans les zones modérément urbanisées. Malgré la réduction des émissions d'un certain nombre de métaux lourds depuis plusieurs dizaines d'années grâce à la mise en place de politiques environnementales (Azimi et al., 2005a; Chadwick et al., 2011), du fait de leur forte persistance, les populations de vertébrés sont toujours exposées à ces polluants chimiques (pour le milieu urbain, voir par exemple, Scheifler et al., 2006; Roux & Marra, 2007; **notre étude**). Cette contamination peut donc représenter une menace importante pour la faune sauvage, et notamment dans les zones urbaines, puisque les individus y sont plus contaminés, et doivent également y faire face à d'autres contraintes. Dans l'**Article 2**, grâce à la mesure simultanée des niveaux de métaux lourds et des niveaux de corticostérone dans les plumes des merles noirs, nous avons rapporté, pour la première fois, une forte corrélation entre les niveaux de plomb et les niveaux de corticostérone chez les adultes et les juvéniles. De nombreuses hypothèses pourraient expliquer cette relation (effet direct des métaux lourds sur la physiologie du stress ? ou simplement des effets d'un autre facteur sur les niveaux de polluants et les niveaux de stress sans lien entre les deux ?), et la nature corrélatrice de notre étude ne nous permet malheureusement pas d'en comprendre les causes exactes. Compte tenu de l'importance des mécanismes physiologiques associés au stress dans la capacité des organismes à faire face aux perturbations de leur environnement, une altération de ces mécanismes par les métaux lourds pourrait avoir de très lourdes conséquences pour les vertébrés évoluant dans les milieux urbains. Notre étude souligne donc l'importance d'étudier ces mécanismes plus en profondeur dans des études futures, afin d'essayer notamment de mieux comprendre à quel point les métaux lourds peuvent effectivement perturber la sécrétion de corticostérone chez les oiseaux.

Enfin, dans la deuxième partie de cette thèse, nous nous sommes tout particulièrement intéressés à l'impact de la pollution sonore. Alors qu'elle a été abondamment étudiée dans le cadre de la perturbation de la communication acoustique des oiseaux dans les environnements urbains, de façon surprenante, ces effets sur d'autres paramètres et mécanismes ont très peu été considérés. Dans le contexte de l'influence de l'urbanisation sur les passereaux, la pollution sonore pourrait représenter une contrainte importante pour les populations de vertébrés évoluant dans les environnements urbains bruyants, notamment si elle est capable d'affecter le développement, la physiologie et le comportement des individus. Dans ce cadre, l'approche expérimentale de l'étude de l'impact de l'exposition au bruit urbain sur les moineaux domestiques pendant leur reproduction nous a permis d'examiner ces hypothèses (**Article 3, 4, et 5**). Ainsi, nous avons montré que, de manière générale, les moineaux domestiques ne semblent pas particulièrement sensibles au bruit urbain, ce qui serait particulièrement avantageux pour la vie urbaine. En effet, les parents exposés à un bruit chronique de trafic routier semblent capables de modifier leurs comportements anti-prédateurs et de compenser la réduction de leur capacité à détecter un prédateur dans un environnement bruyant en augmentant leur vigilance (**Article 3**). De façon importante, nous n'avons pas observé d'incidence de cette modification de leur comportement sur leur succès reproducteur. Les moineaux semblent donc capables de s'adapter à la contrainte que peut représenter le bruit, sans que cela n'engendre de coûts importants sur leur succès reproducteur. De plus, l'exposition au bruit d'origine anthropique n'a pas affecté la croissance, la condition, et l'ontogénie de la physiologie du stress des poussins (**Article 4**). De manière générale, les poussins ne semblent pas percevoir le bruit urbain comme un événement stressant, et l'exposition au bruit ne semble pas affecter le développement de leurs mécanismes physiologiques associés au stress. Cependant, de façon surprenante compte tenu des résultats précédents, nous avons également montré que les poussins exposés au bruit avaient des télomères plus courts que les poussins non exposés, suggérant que le bruit pourrait, au final, tout de même affecter de façon importante les poussins (**Article 5**). En effet, de récentes études ont montré que la longueur des télomères en début de vie peut être un bon indicateur de l'espérance de vie et de la valeur sélective chez les vertébrés (voir Monaghan & Haussmann, 2006; Heidinger et al., 2012; Monaghan, 2014), les télomères plus courts des poussins exposés au bruit pourraient donc suggérer un effet néfaste du bruit sur les individus en développement qui n'aurait de conséquences que plus tard dans leur vie. Malheureusement, les paramètres que nous avons

examinés ne nous permettent d'expliquer les mécanismes sous-jacents des résultats observés, et des études mécanistiques supplémentaires intégrant d'autres mesures (stress oxydatif, ou des mesures intégratives des niveaux de corticostérone comme dans les plumes, par exemple) sont aujourd'hui nécessaires pour examiner cet effet du bruit sur les télomères des poussins.

Au final, il apparaît que le bruit d'origine anthropique pourrait avoir des effets particulièrement complexes sur le développement des vertébrés. Malheureusement comme très peu d'études se sont intéressées à ces questions, il est difficile à l'heure actuelle de pouvoir pleinement comprendre ces impacts. Les résultats de cette étude expérimentale sur la pollution sonore soulèvent de nombreuses questions fascinantes, notamment, concernant l'impact du bruit anthropique sur les trajectoires d'histoire de vie des individus. Enfin, ils soulignent l'importance d'étudier l'impact du bruit, et de manière plus générale, des contraintes spécifiques des milieux urbains sur le développement phénotypique des individus afin de mieux comprendre l'influence de l'urbanisation sur les populations de vertébrés.

Durant ces 3 années de thèse, nous avons pu étudier de manière corrélative ou expérimentale différents aspects de l'influence de l'urbanisation sur les passereaux. Les différentes études présentées dans ce manuscrit apportent un certain nombre de réponses, et mettent en évidence toute la complexité de l'influence de l'urbanisation sur les vertébrés et l'importance d'utiliser des approches fonctionnelles. En particulier, nous nous sommes attachés à examiner plusieurs mécanismes, souvent négligés jusque-là, par lesquelles les environnements urbains et leurs conditions environnementales altérées pourraient affecter les individus. Nos résultats soulignent l'importance de les considérer dans l'avenir et ouvrent de nombreuses perspectives de recherches quant à l'influence de l'environnement urbain et de ses contraintes sur les individus et les populations de vertébrés.

Encadré E : Contribution personnelle : Bilan des actions menées au cours de cette thèse

Il est important de préciser que ce manuscrit de thèse est le résultat d'études conduites du début à la fin pendant ces 3 années de thèse. La mise en place des études, la récolte des données sur le terrain et les analyses de laboratoire ont donc représenté une part importante de mes travaux, avant de pouvoir effectuer des analyses et écrire des articles scientifiques. Je résumerai donc rapidement dans cet encadré toutes les actions que j'ai personnellement menées pendant cette thèse.

RÉCOLTE DES DONNÉES

- Captures des moineaux domestiques à l'aide de filets japonais

À l'échelle nationale : Rédaction du protocole de prélèvements de plumes sur moineaux domestique à destination du réseau de bagueurs du CRBPO. Gestions de toutes les interactions avec les bagueurs volontaires pendant les deux années du programme.

À l'échelle régionale : Capture d'individus au filet, mesures et prélèvements dans 4 sites en Poitou-Charentes à différentes périodes (avant, pendant, et après la reproduction) au cours des deux premières années de thèse.

- Récolte des oiseaux victimes du trafic routier

Participation à la récolte et réalisation de la grande majorité des dissections.

- Suivi de la reproduction des moineaux domestiques et des mésanges charbonnières

Participation à l'installation des nichoirs dans les différents sites de l'agglomération de Niort (9 sites), sur les aires d'autoroutes (1 site), et dans la forêt de Chizé (2 sites).

Gestion des suivis de la reproduction des moineaux et des mésanges pendant les deux premières années de thèses (dont étude expérimentale de la pollution sonore en 2013) :

Les suivis consistent en un suivi de routine de tous les nichoirs (total de 315) tous les deux jours pendant toute la saison de reproduction (mars à août). Pour les nichoirs occupés nous avons :

- relevé un certain nombre de paramètres : date de ponte, taille de ponte, date d'éclosion, taille de nichée, succès d'éclosion et succès d'envol.
- réalisé un certain nombre de mesures : mesures des œufs, pesées des poussins tous les 3 jours, mesures des poussins (bec, aile, tarse) quand ils ont 3 et 9 jours pour les moineaux, et 14 jours pour les mésanges.
- et effectués des prélèvements : prélèvements de sang en suivant un protocole de réponse au stress pour les moineaux quand ils ont 9 jours ; prélèvement de sang (sans protocole de stress) et de plumes pour les mésanges quand elles ont 14 jours.

Ces suivis représentent une charge de travail importante et j'ai donc encadré des stagiaires pour m'aider sur le terrain pendant les deux saisons de reproduction. Cependant, il est important de souligner que je me suis attachée à réaliser toutes les mesures morphologiques (bec, aile, tarse) des moineaux capturés au filet et des poussins de moineaux et de mésanges, nécessitant donc ma présence de façon quotidienne. Ce travail de terrain a donc représenté deux périodes de 6 mois, 7 jours sur 7 (plus une participation au suivi pendant la dernière année).

Encadré E : Contribution personnelle (Suite)**DOSAGES**

Cette thèse a impliqué un grand nombre de dosages (corticostérone dans le plasma et les plumes, télomères et sexage moléculaire dans les culots des prélèvements sanguins, métaux lourds dans les plumes et les organes des oiseaux victimes du trafic routier). Je n'ai donc pas pu réaliser tous les dosages moi-même. La grande majorité de ma contribution aux dosages s'est faite dans le cadre des métaux lourds, pour lesquels j'ai réalisé la totalité de la préparation des échantillons (lavage des plumes et broyage, lyophilisation des organes et broyage) et la totalité de dosages de mercure (plus de 700 échantillons au total). Ces dosages ont également représenté une part importante de la thèse (un peu plus de 3 mois de travail, sans compter toutes les dissections).

ANALYSES DES DONNÉES ET RÉDACTION D'ARTICLES (Présentés dans ce manuscrit de thèse)

Analyses des données et rédaction de 4 articles en premier auteur (dont 3 publiés ou sous presse), analyses préliminaires et corrections sur le manuscrit d'un article en deuxième auteur et analyses préliminaires des données récoltées grâce au réseau de bagueur.

ENCADREMENT

Encadrement de 9 stagiaires sur le terrain (3 en 2013 et 6 en 2014)

COMMUNICATION SCIENTIFIQUE ET VULGARISATION▪ Conférence internationale (Oral)

Meillère A., Brischoux F., Angelier F. (2014) Behavioural and Physiological consequences of breeding under urban noise in the House sparrow (*Passer domesticus*). BES-SFE Joint Annual Meeting 2014, Lille.

▪ Conférences ouvertes au grand public (Oral)

29^{ème} (2013) et 30^{ème} (2014) Festival de Ménigoute, conférence "Deux-Sèvres, Terre de science" : afin de présenter le cadre de ma thèse, de restituer les résultats, et de sensibiliser le grand public aux conséquences de l'urbanisation sur les vertébrés sauvages.

▪ Autre

- Interventions dans des écoles et collèges de la région : présentation de mes travaux dans les écoles, implication des élèves dans mon projet et encadrement de classes de primaire et de collège lors de « sorties de terrain ».
- Formation pour des enseignants dans le cadre du dispositif E.C.O.R.C.E du CG79.
- Animation d'un stand sur « les oiseaux en milieu urbain », lors d'un événementiel en lien avec la biodiversité sur une aire de l'autoroute A10 (aire du Poitou-Charentes).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS, L.W. (1994) Urban wildlife habitats: a landscape perspective. University of Minnesota Press.
- AKBARI, H., POMERANTZ, M. & TAHA, H. (2001) Cool surfaces and shade trees to reduce energy use and improve air quality in urban areas. *Solar Energy*, 70, 295–310.
- ANDERSON, T.R. (2006) Biology of the ubiquitous house sparrow, From Genes to Populations. Oxford University Press, Oxford.
- ANGELIER, F., TONRA, C.M., HOLBERTON, R.L. & MARRA, P.P. (2010) How to capture wild passerine species to study baseline corticosterone levels. *Journal of Ornithology*, 151, 415–422.
- ANGELIER, F. & WINGFIELD, J.C. (2013) Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: Theory, hypotheses and perspectives. *General and Comparative Endocrinology*, 190, 118–128.
- ANGEL, S., PARENT, J., CIVCO, D.L., BLEI, A. & POTERE, D. (2011) The dimensions of global urban expansion: Estimates and projections for all countries, 2000–2050. *Progress in Planning*, 75, 53–107.
- ATWELL, J.W., CARDOSO, G.C., WHITTAKER, D.J., CAMPBELL-NELSON, S., ROBERTSON, K.W. & KETTERSON, E.D. (2012) Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behavioral Ecology*, 23, 960–969.
- AZIMI, S., ROCHER, V., GARNAUD, S., VARRAULT, G. & THEVENOT, D.R. (2005a) Decrease of atmospheric deposition of heavy metals in an urban area from 1994 to 2002 (Paris, France). *Chemosphere*, 61, 645–651.
- AZIMI, S., ROCHER, V., MULLER, M., MOILLERON, R. & THEVENOT, D.R. (2005b) Sources, distribution and variability of hydrocarbons and metals in atmospheric deposition in an urban area (Paris, France). *Science of the Total Environment*, 337, 223–239.
- BAOS, R., BIAS, J., BORTOLOTTI, G.R., MARCHANT, T.A. & HIRALDO, F. (2006) Adrenocortical response to stress and thyroid hormone status in free-living nestling white storks (*Ciconia ciconia*) exposed to heavy metal and arsenic contamination. *Environmental health perspectives*, 114, 1497–1501.
- BARBER, J.R., CROOKS, K.R. & FRISTRUP, K.M. (2010) The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 180–189.
- BAYNE, E.M., HABIB, L. & BOUTIN, S. (2008) Impacts of chronic anthropogenic noise from energy-sector activity on abundance of songbirds in the boreal forest. *Conservation Biology*, 22, 1186–1193.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERGEN, F. & ABS, M. (1997) Etho-ecological study of the singing activity of the blue tit (*Parus caeruleus*), great tit (*Parus major*) and chaffinch (*Fringilla coelebs*). *Journal fur Ornithologie*, 138, 451–468.
- BERGLUND, A.M.M., KOIVULA, M.J. & EEVA, T. (2011) Species- and age-related variation in metal exposure and accumulation of two passerine bird species. *Environmental Pollution*, 159, 2368–2374.
- BERMÚDEZ-CUAMATZIN, E., RÍOS-CHELÉN, A.A., GIL, D. & GARCIA, C.M. (2011) Experimental evidence for real-time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. *Biology Letters*, 7, 36–38.
- BERTIN, R.I. (2002) Losses of native plant species from Worcester, Massachusetts. *Rhodora*, 104, 325–349.
- BEZZEL, E. (1985) Birdlife in intensively used rural and urban environments. *Ornis Fennica*, 62, 90–95.
- BICHET, C., SCHEIFLER, R., CØEURDASSIER, M., JULLIARD, R., SORCI, G. & LOISEAU, C. (2013) Urbanization, trace metal pollution, and malaria prevalence in the house sparrow. *PLoS One*, 8, e53866.
- BLAIR, R.B. (1996) Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*, 6, 506–519.
- BLAIR, R.B. (2001) Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the United States: is urbanization creating a homogeneous fauna? In *Biotic Homogenization* (eds J.L. Lockwood & M.L. McKinney), pp. 33–56. Springer, New York.
- BLAIR, R.B. (2004) The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and Society*, 9, 2.
- BLAIR, R.B. & LAUNER, A.E. (1997) Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation*, 80, 113–125.
- BLÉVIN, P., CARRAVIERI, A., JAEGER, A., CHASTEL, O., BUSTAMANTE, P. & CHEREL, Y. (2013) Wide range of mercury contamination in chicks of Southern Ocean seabirds. *PLoS One*, 8, e54508.
- BLICKLEY, J.L., BLACKWOOD, D. & PATRICELLI, G.L. (2012a) Experimental Evidence for the Effects of Chronic Anthropogenic Noise on Abundance of Greater Sage-Grouse at Leks. *Conservation Biology*, 26, 461–471.
- BLICKLEY, J.L., WORD, K.R., KRAKAUER, A.H., PHILLIPS, J.L., SELLS, S.N., TAFF, C.C., WINGFIELD, J.C. & PATRICELLI, G.L. (2012b) Experimental Chronic Noise Is Related to Elevated Fecal Corticosteroid Metabolites in Lekking Male Greater Sage-Grouse (*Centrocercus urophasianus*). *PLoS One*, 7, e50462.

- BLUMSTEIN, D.T. (2014) Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds. In *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations* pp. 41–53. Oxford University Press, Oxford.
- BÓKONY, V., KULCSÁR, A. & LIKER, A. (2010) Does urbanization select for weak competitors in house sparrows? *Oikos*, 119, 437–444.
- BÓKONY, V., SERESS, G., NAGY, S., LENDVAI, Á.Z. & LIKER, A. (2012) Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landscape and Urban Planning*, 104, 75–84.
- BONIER, F. (2012) Hormones in the city: Endocrine ecology of urban birds. *Hormones and Behavior*, 61, 763–772.
- BONIER, F., MARTIN, P.R., MOORE, I.T. & WINGFIELD, J.C. (2009) Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 634–642.
- BONIER, F., MARTIN, P.R., SHELDON, K.S., JENSEN, J.P., FOLTZ, S.L. & WINGFIELD, J.C. (2007a) Sex-specific consequences of life in the city. *Behavioral Ecology*, 18, 121–129.
- BONIER, F., MARTIN, P.R. & WINGFIELD, J.C. (2007b) Urban birds have broader environmental tolerance. *Biology Letters*, 3, 670–673.
- BORTOLOTTI, G.R., MARCHANT, T.A., BLAS, J. & GERMAN, T. (2008) Corticosterone in feathers is a long-term, integrated measure of avian stress physiology. *Functional Ecology*, 22, 494–500.
- BOTKIN, D.B. & BEVERIDGE, C.E. (1997) Cities as environments. *Urban Ecosystems*, 1, 3–19.
- BRASSO, R.L. & CRISTOL, D.A. (2008) Effects of mercury exposure on the reproductive success of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Ecotoxicology*, 17, 133–141.
- BRUMM, H. (2004) The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, 73, 434–440.
- BRUMM, H. (2013) *Animal Communication and Noise*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- BRUMM, H. & SLABBEKOORN, H. (2005) Acoustic Communication in Noise. In *Advances in the Study of Behavior* (ed C.T.S. Timothy J. Roper, H. Jane Brockmann, and Marc Naguib Peter J. B. Slater), pp. 151–209. Academic Press.
- BRUMM, H. & TODT, D. (2002) Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Animal Behaviour*, 63, 891–897.
- BRUMM, H. & ZOLLINGER, S.A. (2013) Avian Vocal Production in Noise. In *Animal Communication and Noise* (ed H. Brumm), pp. 187–227. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BUCHANAN, K.L. & PARTECKE, J. (2012) The endocrine system: can homeostasis be maintained in a changing world. In *Behavioural Responses to a Changing World: : Mechanisms and Consequences* (eds U. Candolin & B.B.M. Wong), pp. 159–174. Oxford University Press, Oxford.
- BURGER, J. & GOCHFELD, M. (2004) Marine birds as sentinels of environmental pollution. *EcoHealth*, 1, 263–274.
- CADENASSO, M.L., PICKETT, S.T. & SCHWARZ, K. (2007) Spatial heterogeneity in urban ecosystems: reconceptualizing land cover and a framework for classification. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 80–88.
- CAMPO, J.L., GIL, M.G. & DAVILA, S.G. (2005) Effects of specific noise and music stimuli on stress and fear levels of laying hens of several breeds. *Applied Animal Behaviour Science*, 91, 75–84.
- CAN, A., LECLERCQ, L., LELONG, J. & BOTTELDOOREN, D. (2010) Traffic noise spectrum analysis: Dynamic modeling vs. experimental observations. *Applied Acoustics*, 71, 764–770.
- CARRAVIERI, A., BUSTAMANTE, P., TARTU, S., MEILLÈRE, A., LABADIE, P., BUDZINSKI, H., PELUHET, L., BARBRAUD, C., WEIMERSKIRCH, H., CHASTEL, O. & OTHERS (2014) Wandering albatrosses document latitudinal variations in the transfer of persistent organic pollutants and mercury to Southern Ocean predators. *Environmental Science & Technology*, 48, 14746–14755.
- CHACE, J.F. & WALSH, J.J. (2006) Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74, 46–69.
- CHADWICK, E.A., SIMPSON, V.R., NICHOLLS, A.E. & SLATER, F.M. (2011) Lead levels in Eurasian otters decline with time and reveal interactions between sources, prevailing weather, and stream chemistry. *Environmental Science & Technology*, 45, 1911–1916.
- CHAMBERLAIN, D.E., CANNON, A.R., TOMS, M.P., LEECH, D.I., HATCHWELL, B.J. & GASTON, K.J. (2009) Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis*, 151, 1–18.
- CHAMBERLAIN, D.E., GOUGH, S., VAUGHAN, H., VICKERY, J.A. & APPLETON, G.F. (2007) Determinants of bird species richness in public green spaces: Capsule Bird species richness showed consistent positive correlations with site area and rough grass. *Bird Study*, 54, 87–97.
- CHÁVEZ-ZICHINELLI, C.A., MACGREGOR-FORS, I., QUESADA, J., TALAMÁS ROHANA, P., ROMANO, M.C., VALDÉZ, R. & SCHONDUBE, J.E. (2013) How Stressed are Birds in an Urbanizing Landscape? Relationships Between the Physiology of Birds and Three Levels of Habitat Alteration: ?` Qué Tan Estresadas Están las Aves en un Paisaje Urbanizado? Relaciones Entre la Fisiología de las Aves y Tres Niveles de Alteración de Hábitat. *The Condor*, 115, 84–92.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CINZANO, P., FALCHI, F. & ELVIDGE, C.D. (2001) The first world atlas of the artificial night sky brightness. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 328, 689–707.
- CLERGEAU, P., CROCI, S., JOKIMÄKI, J., KAISANLAHTI-JOKIMÄKI, M.-L. & DINETTI, M. (2006a) Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127, 336–344.
- CLERGEAU, P., JOKIMÄKI, J. & SNEP, R. (2006b) Using hierarchical levels for urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 660–661.
- CLERGEAU, P., SAVARD, J.-P.L., MENNECHEZ, G. & FALARDEAU, G. (1998) Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: a comparative study between two cities on different continents. *Condor*, 100, 413–425.
- COEURDASSIER, M., FRITSCH, C., FAIVRE, B., CRINI, N. & SCHEIFLER, R. (2012) Partitioning of Cd and Pb in the blood of European blackbirds (*Turdus merula*) from a smelter contaminated site and use for biomonitoring. *Chemosphere*, 87, 1368–1373.
- COFFIN, A.W. (2007) From roadkill to road ecology: a review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography*, 15, 396–406.
- COLBORN, T., SAAL, F.S. VOM & SOTO, A.M. (1993) Developmental effects of endocrine-disrupting chemicals in wildlife and humans. *Environmental Health Perspectives*, 101, 378.
- CONTESSE, P., HEGGLIN, D., GLOOR, S., BONTADINA, F. & DEPLAZES, P. (2004) The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 69, 81–95.
- CORNELIS, J. & HERMY, M. (2004) Biodiversity relationships in urban and suburban parks in Flanders. *Landscape and Urban Planning*, 69, 385–401.
- COSTANTINI, D., GREIVES, T.J., HAU, M. & PARTECKE, J. (2014) Does urban life change blood oxidative status in birds? *The Journal of Experimental Biology*, 217, 2994–2997.
- CREEL, S., FOX, J.E., HARDY, A., SANDS, J., GARROTT, B. & PETERSON, R.O. (2002) Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk. *Conservation Biology*, 16, 809–814.
- CRINO, O.L., JOHNSON, E.E., BLICKLEY, J.L., PATRICELLI, G.L. & BREUNER, C.W. (2013) Effects of experimentally elevated traffic noise on nestling white-crowned sparrow stress physiology, immune function and life history. *The Journal of Experimental Biology*, 216, 2055–2062.
- CRINO, O.L., VAN OORSCHOT, B.K., JOHNSON, E.E., MALISCH, J.L. & BREUNER, C.W. (2011) Proximity to a high traffic road: Glucocorticoid and life history consequences for nestling white-crowned sparrows. *General and Comparative Endocrinology*, 173, 323–332.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CROCI, S., BUTET, A. & CLERGEAU, P. (2008) Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits. *The Condor*, 110, 223–240.
- DANTZER, B., FLETCHER, Q.E., BOONSTRA, R. & SHERIFF, M.J. (2014) Measures of physiological stress: a transparent or opaque window into the status, management and conservation of species? *Conservation Physiology*, 2, cou023.
- DAUWE, T., JANSSENS, E., BERVOETS, L., BLUST, R. & EENS, M. (2004) Relationships between metal concentrations in great tit nestlings and their environment and food. *Environmental Pollution*, 131, 373–380.
- DAVIES, Z.G., FULLER, R.A., LORAM, A., IRVINE, K.N., SIMS, V. & GASTON, K.J. (2009) A national scale inventory of resource provision for biodiversity within domestic gardens. *Biological Conservation*, 142, 761–771.
- DAVIS, B.N.K. (1978) Urbanisation and the diversity of insects. In *Diversity of Insect Faunas* (eds L.A. Mound & N. Waloff), pp. 126–138. Blackwell Scientific, Oxford.
- DECANDIDO, R. (2004) Recent changes in plant species diversity in urban Pelham Bay Park, 1947–1998. *Biological Conservation*, 120, 129–136.
- DENYS, C. & SCHMIDT, H. (1998) Insect communities on experimental mugwort (*Artemisia vulgaris* L.) plots along an urban gradient. *Oecologia*, 113, 269–277.
- DERRICKSON, K.C. (1988) Variation in repertoire presentation in northern mockingbirds. *The Condor*, 90, 592–606.
- DICKMAN, C.R. (1987) Habitat fragmentation and vertebrate species richness in an urban environment. *Journal of Applied Ecology*, 24, 337–351.
- DOICHINOVA, V., ZHIYANSKI, M. & HURSTHOUSE, A. (2006) Impact of urbanisation on soil characteristics. *Environmental Chemistry Letters*, 3, 160–163.
- DOMINONI, D.M., CARMONA-WAGNER, E.O., HOFMANN, M., KRANSTAUBER, B. & PARTECKE, J. (2014) Individual-based measurements of light intensity provide new insights into the effects of artificial light at night on daily rhythms of urban-dwelling songbirds. *Journal of Animal Ecology*, 83, 681–692.
- DOMINONI, D., QUETTING, M. & PARTECKE, J. (2013) Artificial light at night advances avian reproductive physiology. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 280, 20123017.
- DOOLING, R.J. & BLUMENRATH, S.H. (2013) Avian sound perception in noise. In *Animal Communication and Noise* (ed H. Brumm), pp. 229–250. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- DOOLING, R.J. & POPPER, A.N. (2007) The effects of highway noise on birds. In p. 74. Environmental BioAcoustics LLC, Rockville, MD.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ECKLEY, C.S., BRANFIREUN, B., DIAMOND, M., VAN METRE, P.C. & HEITMULLER, F. (2008) Atmospheric mercury accumulation and washoff processes on impervious urban surfaces. *Atmospheric Environment*, 42, 7429–7438.
- EEVA, T., LEHIKONEN, E. & NIKINMAA, M. (2003) Pollution-induced nutritional stress in birds: an experimental study of direct and indirect effects. *Ecological Applications*, 13, 1242–1249.
- EEVA, T., RYÖMÄ, M. & RIIHIMÄKI, J. (2005) Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines. *Oecologia*, 145, 629–639.
- EEVA, T., TANHUANPÄÄ, S., RÅBERGH, C., AIRAKSINEN, S., NIKINMAA, M. & LEHIKONEN, E. (2000) Biomarkers and fluctuating asymmetry as indicators of pollution-induced stress in two hole-nesting passerines. *Functional Ecology*, 14, 235–243.
- ER, K.B.H., INNES, J.L., MARTIN, K. & KLINKENBERG, B. (2005) Forest loss with urbanization predicts bird extirpations in Vancouver. *Biological Conservation*, 126, 410–419.
- EVANS, J., BOUDREAU, K. & HYMAN, J. (2010) Behavioural Syndromes in Urban and Rural Populations of Song Sparrows. *Ethology*, 116, 588–595.
- EVANS, K.L., CHAMBERLAIN, D.E., HATCHWELL, B.J., GREGORY, R.D. & GASTON, K.J. (2011) What makes an urban bird? *Global Change Biology*, 17, 32–44.
- EVANS, K.L., GASTON, K.J., SHARP, S.P., MCGOWAN, A. & HATCHWELL, B.J. (2009a) The effect of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. *Oikos*, 118, 251–259.
- EVANS, K.L., NEWSON, S.E. & GASTON, K.J. (2009b) Habitat influences on urban avian assemblages. *Ibis*, 151, 19–39.
- EVERS, D.C., SAVOY, L.J., DESORBO, C.R., YATES, D.E., HANSON, W., TAYLOR, K.M., SIEGEL, L.S., COOLEY JR, J.H., BANK, M.S., MAJOR, A. & OTHERS (2008) Adverse effects from environmental mercury loads on breeding common loons. *Ecotoxicology*, 17, 69–81.
- FAHRIG, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.
- FERNÁNDEZ-JURICIC, E. (2004) Spatial and temporal analysis of the distribution of forest specialists in an urban-fragmented landscape (Madrid, Spain): implications for local and regional bird conservation. *Landscape and Urban Planning*, 69, 17–32.
- FOKIDIS, H.B., GREINER, E.C. & DEVICHE, P. (2008) Interspecific variation in avian blood parasites and haematology associated with urbanization in a desert habitat. *Journal of Avian Biology*, 39, 300–310.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- FOKIDIS, H.B., ORCHINIK, M. & DEVICHE, P. (2009) Corticosterone and corticosteroid binding globulin in birds: relation to urbanization in a desert city. *General and Comparative Endocrinology*, 160, 259–270.
- FOLEY, J.A., DEFRIES, R., ASNER, G.P., BARFORD, C., BONAN, G., CARPENTER, S.R., CHAPIN, F.S., COE, M.T., DAILY, G.C., GIBBS, H.K., HELKOWSKI, J.H., HOLLOWAY, T., HOWARD, E.A., KUCHARIK, C.J., MONFREDA, C., PATZ, J.A., PRENTICE, I.C., RAMANKUTTY, N. & SNYDER, P.K. (2005) Global consequences of land use. *Science*, 309, 570–574.
- FONKEN, L.K. & NELSON, R.J. (2014) The effects of light at night on circadian clocks and metabolism. *Endocrine Reviews*, 35, 648–670.
- FRANCESCHINI, M.D., LANE, O.P., EVERS, D.C., REED, J.M., HOSKINS, B. & ROMERO, L.M. (2009) The corticosterone stress response and mercury contamination in free-living tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Ecotoxicology*, 18, 514–521.
- FRANCIS, C.D. & BARBER, J.R. (2013) A framework for understanding noise impacts on wildlife: an urgent conservation priority. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11, 305–313.
- FRANCIS, C.D., ORTEGA, C.P. & CRUZ, A. (2009) Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Current Biology*, 19, 1415–1419.
- FRANTZ, A., POTTIER, M.-A., KARIMI, B., CORBEL, H., AUBRY, E., HAUSSY, C., GASPARINI, J. & CASTREC-ROUELLE, M. (2012) Contrasting levels of heavy metals in the feathers of urban pigeons from close habitats suggest limited movements at a restricted scale. *Environmental Pollution*, 168, 23–28.
- FREDERICK, P. & JAYASENA, N. (2010) Altered pairing behaviour and reproductive success in white ibises exposed to environmentally relevant concentrations of methylmercury. *Proceedings of the Royal Society B*, rspb20102189.
- FRENCH, S.S., FOKIDIS, H.B. & MOORE, M.C. (2008) Variation in stress and innate immunity in the tree lizard (*Urosaurus ornatus*) across an urban–rural gradient. *Journal of Comparative Physiology B*, 178, 997–1005.
- FRIDOLFSSON, A.-K. & ELLEGREN, H. (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology*, 30, 116–121.
- FRITSCH, C., COEURDASSIER, M., FAIVRE, B., BAURAND, P.-E., GIRAUDOUX, P., VAN DEN BRINK, N.W. & SCHEIFLER, R. (2012) Influence of landscape composition and diversity on contaminant flux in terrestrial food webs: A case study of trace metal transfer to European blackbirds *Turdus merula*. *Science of the Total Environment*, 432, 275–287.
- FULLER, R.A., WARREN, P.H. & GASTON, K.J. (2007) Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters*, 3, 368–370.
- FURNESS, R.W. & CAMPHUYSEN, K.C. (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 54, 726–737.

- GASPARINI, J., JACQUIN, L., LAROUCAU, K., VORIMORE, F., AUBRY, E., CASTREC-ROUËLLE, M. & FRANTZ, A. (2014) Relationships Between Metals Exposure and Epidemiological Parameters of Two Pathogens in Urban Pigeons. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 92, 208–212.
- GEENS, A., DAUWE, T., BERVOETS, L., BLUST, R. & EENS, M. (2010) Haematological status of wintering great tits (*Parus major*) along a metal pollution gradient. *Science of the Total Environment*, 408, 1174–1179.
- GERMAINE, S.S. & WAKELING, B.F. (2001) Lizard species distributions and habitat occupation along an urban gradient in Tucson, Arizona, USA. *Biological Conservation*, 97, 229–237.
- GIESY, J.P., FEYK, L.A., JONES, P.D., KANNAN, K. & SANDERSON, T. (2003) Review of the effects of endocrine-disrupting chemicals in birds. *Pure and Applied Chemistry*, 75, 2287–2303.
- GIL, D. & BRUMM, H. (2014) Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations. Oxford University Press.
- GLĄDALSKI, M., BAŃBURA, M., KALIŃSKI, A., MARKOWSKI, M., SKWARSKA, J., WAWRZYŃIAK, J., ZIELIŃSKI, P. & BAŃBURA, J. (2014) Extreme weather event in spring 2013 delayed breeding time of Great Tit and Blue Tit. *International Journal of Biometeorology*, 58, 2169–2173.
- VAN DER GON, H.D., VAN HET BOLSCHER, M., VISSCHEDIJK, A. & ZANDVELD, P. (2007) Emissions of persistent organic pollutants and eight candidate POPs from UNECE–Europe in 2000, 2010 and 2020 and the emission reduction resulting from the implementation of the UNECE POP protocol. *Atmospheric Environment*, 41, 9245–9261.
- GOODWIN, S.E. & PODOS, J. (2013) Shift of song frequencies in response to masking tones. *Animal Behaviour*, 85, 435–440.
- GOODWIN, S.E. & SHRIVER, W.G. (2011) Effects of traffic noise on occupancy patterns of forest birds. *Conservation Biology*, 25, 406–411.
- GRIMM, N.B., FAETH, S.H., GOLUBIEWSKI, N.E., REDMAN, C.L., WU, J., BAI, X. & BRIGGS, J.M. (2008a) Global change and the ecology of cities. *Science*, 319, 756–760.
- GRIMM, N.B., FOSTER, D., GROFFMAN, P., GROVE, J.M., HOPKINSON, C.S., NADELHOFFER, K.J., PATAKI, D.E. & PETERS, D.P. (2008b) The changing landscape: ecosystem responses to urbanization and pollution across climatic and societal gradients. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 264–272.
- GROSS, K., PASINELLI, G. & KUNC, H.P. (2010) Behavioral Plasticity Allows Short-Term Adjustment to a Novel Environment. *The American Naturalist*, 176, 456–464.
- HABIB, L., BAYNE, E.M. & BOUTIN, S. (2007) Chronic industrial noise affects pairing success and age structure of ovenbirds *Seiurus aurocapilla*. *Journal of Applied Ecology*, 44, 176–184.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- HALFWERK, W., HOLLEMAN, L.J.M., LESSELLS, C. & SLABBEKOORN, H. (2011) Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, 48, 210–219.
- HALFWERK, W. & SLABBEKOORN, H. (2014) The impact of anthropogenic noise on avian communication and fitness. In *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations* pp. 84–97. Oxford University Press, Oxford.
- HALLINGER, K.K., CORNELL, K.L., BRASSO, R.L. & CRISTOL, D.A. (2011) Mercury exposure and survival in free-living tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Ecotoxicology*, 20, 39–46.
- HAMER, A.J. & McDONNELL, M.J. (2010) The response of herpetofauna to urbanization: inferring patterns of persistence from wildlife databases. *Austral Ecology*, 35, 568–580.
- HATT, B.E., FLETCHER, T.D., WALSH, C.J. & TAYLOR, S.L. (2004) The influence of urban density and drainage infrastructure on the concentrations and loads of pollutants in small streams. *Environmental Management*, 34, 112–124.
- HAWLEY, D.M., HALLINGER, K.K. & CRISTOL, D.A. (2009) Compromised immune competence in free-living tree swallows exposed to mercury. *Ecotoxicology*, 18, 499–503.
- HAYWARD, L.S., BOWLES, A.E., HA, J.C. & WASSER, S.K. (2011) Impacts of acute and long-term vehicle exposure on physiology and reproductive success of the northern spotted owl. *Ecosphere*, 2, art65.
- HEATH, J.A., FREDERICK, P.C. & KARASOV, W.H. (2005) Relationships among mercury concentrations, hormones, and nesting effort of white ibises (*Eudocimus albus*) in the Florida Everglades. *The Auk*, 122, 255–267.
- HEIDINGER, B.J., BLOUNT, J.D., BONER, W., GRIFFITHS, K., METCALFE, N.B. & MONAGHAN, P. (2012) Telomere length in early life predicts lifespan. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 1743–1748.
- HOFFMAN, D.J. & HEINZ, G.H. (1998) Effects of mercury and selenium on glutathione metabolism and oxidative stress in mallard ducks. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 17, 161–166.
- HÖRAK, P., SURAI, P.F., OTS, I. & MØLLER, A.P. (2004) Fat soluble antioxidants in brood-rearing great tits *Parus major*: relations to health and appearance. *Journal of Avian Biology*, 35, 63–70.
- HUSTÉ, A., SELMI, S. & BOULINIER, T. (2006) Bird communities in suburban patches near Paris: determinants of local richness in a highly fragmented landscape. *Ecoscience*, 13, 249–257.
- ISAKSSON, C. (2010) Pollution and its impact on wild animals: a meta-analysis on oxidative stress. *EcoHealth*, 7, 342–350.

- JAEGER, J.A., BERTILLER, R., SCHWICK, C. & KIENAST, F. (2010) Suitability criteria for measures of urban sprawl. *Ecological Indicators*, 10, 397–406.
- JANSSENS, E., DAUWE, T., BERVOETS, L. & EENS, M. (2002) Inter- and intraclutch variability in heavy metals in feathers of great tit nestlings (*Parus major*) along a pollution gradient. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 43, 323–329.
- JANSSENS, E., DAUWE, T., VAN DUYSE, E., BEERNAERT, J., PINXTEN, R. & EENS, M. (2003a) Effects of heavy metal exposure on aggressive behavior in a small territorial songbird. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 45, 121–127.
- JANSSENS, E., DAUWE, T., PINXTEN, R., BERVOETS, L., BLUST, R. & EENS, M. (2003b) Effects of heavy metal exposure on the condition and health of nestlings of the great tit (*Parus major*), a small songbird species. *Environmental Pollution*, 126, 267–274.
- JIM, C.Y. (1998) Urban soil characteristics and limitations for landscape planting in Hong Kong. *Landscape and Urban Planning*, 40, 235–249.
- JONES, J. & FRANCIS, C.M. (2003) The effects of light characteristics on avian mortality at lighthouses. *Journal of Avian Biology*, 34, 328–333.
- KALISIŃSKA, E., SALICKI, W., MYSLEK, P., KAVETSKA, K.M. & JACKOWSKI, A. (2004) Using the mallard to biomonitor heavy metal contamination of wetlands in North-Western Poland. *Science of the Total Environment*, 320, 145–161.
- KALNAY, E. & CAI, M. (2003) Impact of urbanization and land-use change on climate. *Nature*, 423, 528–531.
- KARK, S., IWANIUK, A., SCHALIMTZEK, A. & BANKER, E. (2007) Living in the city: can anyone become an ‘urban exploiter’? *Journal of Biogeography*, 34, 638–651.
- KEMPENAERS, B., BORGSTROEM, P., LOES, P., SCHLICHT, E. & VALCU, M. (2010) Artificial Night Lighting Affects Dawn Song, Extra-Pair Siring Success, and Lay Date in Songbirds. *Current Biology*, 20, 1735–1739.
- KIGHT, C.R. & SWADDLE, J.P. (2011) How and why environmental noise impacts animals: an integrative, mechanistic review. *Ecology Letters*, 14, 1052–1061.
- KITAYSKY, A.S., WINGFIELD, J.C. & PIATT, J.F. (1999) Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding black-legged kittiwakes. *Functional Ecology*, 13, 577–584.
- KOWARIK, I. (1990) Some responses of flora and vegetation to urbanization in Central Europe. In *Plants and plant communities in the Urban environment* (eds H. Sukopp & S. Hejný), pp. 45–75. SPB Academic, The Netherlands.
- LABOCHA, M.K. & HAYES, J.P. (2012) Morphometric indices of body condition in birds: a review. *Journal of Ornithology*, 153, 1–22.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DE LAET, J. & SUMMERS-SMITH, J.D. (2007) The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review. *Journal of Ornithology*, 148, 275–278.
- LAMBRECHTS, M.M., BLONDEL, J., MAISTRE, M. & PERRET, P. (1997) A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 5153–5155.
- LANDYS, M.M., RAMENOFKY, M. & WINGFIELD, J.C. (2006) Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and Comparative Endocrinology*, 148, 132–149.
- LEBBIN, D.J., HARVEY, M.G., LENZ, T.C., ANDERSEN, M.J. & ELLIS, J.M. (2007) Nocturnal migrants foraging at night by artificial light. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119, 506–508.
- LENDVAI, Á.Z., GIRAudeau, M. & CHASTEL, O. (2007) Reproduction and modulation of the stress response: an experimental test in the house sparrow. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 391–397.
- LEONARD, M.L. & HORN, A.G. (2005) Ambient noise and the design of begging signals. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, 651–656.
- LEONARD, M.L. & HORN, A.G. (2012) Ambient noise increases missed detections in nestling birds. *Biology Letters*, 8, 530–532.
- LIKER, A., PAPP, Z., BÓKONY, V. & LENDVAI, A.Z. (2008) Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology*, 77, 789–795.
- LINDSTRÖM, J. (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 343–348.
- LONGCORE, T. & RICH, C. (2004) Ecological light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 191–198.
- LORMÉE, H., JOUVENTIN, P., TROUVE, C. & CHASTEL, O. (2003) Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis*, 145, 212–219.
- LOVETT, G.M., TRAYNOR, M.M., POUYAT, R.V., CARREIRO, M.M., ZHU, W. & BAXTER, J. (2000) Nitrogen deposition along an urban-rural gradient in the New York City metropolitan area. *Environmental Science & Technology*, 34, 4294–4300.
- LOWRY, H., LILL, A. & WONG, B. (2013) Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, 88, 537–549.
- LUCAS, L.D. & FRENCH, S.S. (2012) Stress-induced tradeoffs in a free-living lizard across a variable landscape: consequences for individuals and populations. *PLoS One*, 7, e49895.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- LUCK, G.W. & SMALLBONE, L.T. (2010) Species diversity and urbanisation: patterns, drivers and implications. In *Urban Ecology* (ed K.J. Gaston), pp. 88–119. Cambridge University Press.
- LYNN, S.E., STAMPLIS, T.B., BARRINGTON, W.T., WEIDA, N. & HUDAK, C.A. (2010) Food, stress, and reproduction: short-term fasting alters endocrine physiology and reproductive behavior in the zebra finch. *Hormones and Behavior*, 58, 214–222.
- MACKIN-ROGALSKA, R., PINOWSKI, J., SOLON, J. & WOJCIK, Z. (1988) Changes in vegetation, avifauna, and small mammals in a suburban habitat. *Polish Ecological Studies*, 14, 293–330.
- MAHAN, C.G. & O'CONNELL, T.J. (2005) Small mammal use of suburban and urban parks in central Pennsylvania. *Northeastern Naturalist*, 12, 307–314.
- MARKMAN, S., MÜLLER, C.T., PASCOE, D., DAWSON, A. & BUCHANAN, K.L. (2011) Pollutants affect development in nestling starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal of Applied Ecology*, 48, 391–397.
- MARZLUFF, J.M. (2001) Worldwide urbanization and its effects on birds. In *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World* (eds J.M. Marzluff, R. Bowman & R. Donnelly), pp. 19–47. Kluwer Academic Publishers, Norwell, Massachusetts.
- MARZLUFF, J.M. & EWING, K. (2001) Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restoration Ecology*, 9, 280–292.
- MARZLUFF, J. & RODEWALD, A. (2008) Conserving biodiversity in urbanizing areas: nontraditional views from a bird's perspective. *Cities and the Environment (CATE)*, 1, 6.
- MCCLEERY, R.A. (2009) Changes in fox squirrel anti-predator behaviors across the urban–rural gradient. *Landscape Ecology*, 24, 483–493.
- MCDONNELL, M.J., PICKETT, S.T., GROFFMAN, P., BOHLEN, P., POUYAT, R.V., ZIPPERER, W.C., PARMELEE, R.W., CARREIRO, M.M. & MEDLEY, K. (1997) Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems*, 1, 21–36.
- MCEWEN, B.S. & WINGFIELD, J.C. (2003) The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior*, 43, 2–15.
- MCGREGOR, P.K., HORN, A.G., LEONARD, M.L. & THOMSEN, F. (2013) Anthropogenic Noise and Conservation. In *Animal Communication and Noise* (ed H. Brumm), pp. 409–444. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- MCINTYRE, N.E. (2000) Ecology of urban arthropods: a review and a call to action. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 825–835.
- MCKINNEY, M.L. (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience*, 52, 883–890.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- McKINNEY, M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127, 247–260.
- McKINNEY, M.L. (2008) Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 11, 161–176.
- McLAUGHLIN, K.E. & KUNC, H.P. (2013) Experimentally increased noise levels change spatial and singing behaviour. *Biology Letters*, 9, 20120771.
- MEDLEY, K.E., McDONNELL, M.J. & PICKETT, S.T. (1995) Forest-Landscape Structure along an Urban-To-Rural Gradient. *The Professional Geographer*, 47, 159–168.
- METIAN, M., BUSTAMANTE, P., HÉDOUIN, L. & WARNAU, M. (2008) Accumulation of nine metals and one metalloid in the tropical scallop *Comptopallium radula* from coral reefs in New Caledonia. *Environmental Pollution*, 152, 543–552.
- MIELKE, H.W., GONZALES, C.R., SMITH, M.K. & MIELKE, P.W. (1999) The urban environment and children's health: soils as an integrator of lead, zinc, and cadmium in New Orleans, Louisiana, USA. *Environmental Research*, 81, 117–129.
- MILLER, M.W. (2006) Apparent effects of light pollution on singing behavior of American robins. *The Condor*, 108, 130–139.
- MOCKFORD, E.J. & MARSHALL, R.C. (2009) Effects of urban noise on song and response behaviour in great tits. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2979–2985.
- MOLINA, M.J. & MOLINA, L.T. (2004) Megacities and atmospheric pollution. *Journal of the Air & Waste Management Association*, 54, 644–680.
- MØLLER, A.P. (2008) Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 63–75.
- MØLLER, A.P. (2009) Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia*, 159, 849–858.
- MØLLER, A.P. (2010a) The fitness benefit of association with humans: elevated success of birds breeding indoors. *Behavioral Ecology*, 21, 913–918.
- MØLLER, A.P. (2010b) Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology*, 21, 365–371.
- MØLLER, A.P. (2014) Behavioral and ecological predictors of urbanization. In *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations* (eds D. Gil & H. Brumm), pp. 54–68. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER, A.P., ERRITZØE, J. & KARADAS, F. (2010) Levels of antioxidants in rural and urban birds and their consequences. *Oecologia*, 163, 35–45.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- MØLLER, A.P., ERRITZØE, J. & NIELSEN, J.T. (2009) Frequency of fault bars in feathers of birds and susceptibility to predation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 334–345.
- MONAGHAN, P. (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 1635–1645.
- MONAGHAN, P. (2014) Organismal stress, telomeres and life histories. *The Journal of Experimental Biology*, 217, 57–66.
- MONAGHAN, P. & HAUSSMANN, M.F. (2006) Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 47–53.
- MONTGOMERIE, R. & WEATHERHEAD, P.J. (1997) How robins find worms. *Animal behaviour*, 54, 143–151.
- MURGUI, E. (2007) Effects of seasonality on the species–area relationship: a case study with birds in urban parks. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 319–329.
- NAM, D.-H. & LEE, D.-P. (2006) Reproductive effects of heavy metal accumulation on breeding feral pigeons (*Columba livia*). *Science of the Total Environment*, 366, 682–687.
- NAVARA, K.J. & NELSON, R.J. (2007) The dark side of light at night: physiological, epidemiological, and ecological consequences. *Journal of Pineal Research*, 43, 215–224.
- NEGRO, J.J. & BUSTAMANTE, J. (2000) Nocturnal activity of Lesser Kestrels under artificial lighting conditions in Seville, Spain. *Journal of Raptor Research*, 34, 327–329.
- NRIAGU, J.O. (1989) A global assessment of natural sources of atmospheric trace metals. *Nature*, 338, 47–49.
- NRIAGU, J.O. (1990) Human influence on the global cycling of trace metals. *Global and Planetary Change*, 2, 113–120.
- OKE, T.R. (1995) The Heat Island of the Urban Boundary Layer: Characteristics, Causes and Effects. In *Wind Climate in Cities* (eds J.E. Cermak, A.G. Davenport, E.J. Plate & D.X. Viegas), pp. 81–107. Springer Netherlands.
- OWENS, J.L., STEC, C.L. & O’HATNICK, A. (2012) The effects of extended exposure to traffic noise on parid social and risk-taking behavior. *Behavioural Processes*, 91, 61–69.
- PACYNA, J.M. & PACYNA, E.G. (2001) An assessment of global and regional emissions of trace metals to the atmosphere from anthropogenic sources worldwide. *Environmental Reviews*, 9, 269–298.
- PALMER, A.R. & STROBECK, C. (1986) Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual review of Ecology and Systematics*, 17, 391–421.

- PARRIS, K.M. (2006) Urban amphibian assemblages as metacommunities. *Journal of Animal Ecology*, 75, 757–764.
- PARTECKE, J. (2014) Mechanisms of phenotypic responses following colonization of urban areas: from plastic to genetic adaptation. In *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations* pp. 131–142. Oxford University Press, Oxford.
- PARTECKE, J., J VAN'T HOF, T. & GWINNER, E. (2005) Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology*, 36, 295–305.
- PARTECKE, J., SCHWABL, I. & GWINNER, E. (2006) Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology*, 87, 1945–1952.
- PARTECKE, J., VAN'T HOF, T. & GWINNER, E. (2004) Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271, 1995–2001.
- PATAKI, D.E., XU, T., LUO, Y.Q. & EHLERINGER, J.R. (2007) Inferring biogenic and anthropogenic carbon dioxide sources across an urban to rural gradient. *Oecologia*, 152, 307–322.
- PATÓN, D., ROMERO, F., CUENCA, J. & ESCUDERO, J.C. (2012) Tolerance to noise in 91 bird species from 27 urban gardens of Iberian Peninsula. *Landscape and Urban Planning*, 104, 1–8.
- PAUL, M.J. & MEYER, J.L. (2001) Streams in the urban landscape. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 333–365.
- PEIG, J. & GREEN, A.J. (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118, 1883–1891.
- PEIG, J. & GREEN, A.J. (2010) The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, 24, 1323–1332.
- PICKETT, S.T.A., CADENASSO, M.L., GROVE, J.M., BOONE, C.G., GROFFMAN, P.M., IRWIN, E., KAUSHAL, S.S., MARSHALL, V., MCGRATH, B.P., NILON, C.H., POUYAT, R.V., SZLAVECK, K., TROY, A. & WARREN, P. (2011) Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*, 92, 331–362.
- POOT, H., ENS, B.J., DE VRIES, H., DONNERS, M.A., WERNAND, M.R. & MARQUENIE, J.M. (2008) Green light for nocturnally migrating birds. *Ecology and Society*, 13, 47.
- POUYAT, R.V., YESILONIS, I.D., SZLAVECK, K., CSUZDI, C., HORNUNG, E., KORSÓS, Z., RUSSELL-ANELLI, J. & GIORGIO, V. (2008) Response of forest soil properties to urbanization gradients in three metropolitan areas. *Landscape Ecology*, 23, 1187–1203.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- PROPPE, D.S., STURDY, C.B. & ST CLAIR, C.C. (2013) Anthropogenic noise decreases urban songbird diversity and may contribute to homogenization. *Global Change Biology*, 19, 1075–1084.
- QUINN, J.L., WHITTINGHAM, M.J., BUTLER, S.J. & CRESSWELL, W. (2006) Noise, predation risk compensation and vigilance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Journal of Avian Biology*, 37, 601–608.
- RASNER, C.A., YEH, P., EGGERT, L.S., HUNT, K.E., WOODRUFF, D.S. & PRICE, T.D. (2004) Genetic and morphological evolution following a founder event in the dark-eyed junco, *Junco hyemalis thurberi*. *Molecular Ecology*, 13, 671–681.
- R CORE TEAM (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- RICE, K.M., WALKER JR, E.M., WU, M., GILLETTE, C. & BLOUGH, E.R. (2014) Environmental mercury and its toxic effects. *Journal of Preventive Medicine and Public Health*, 47, 74.
- RICH, C. & LONGCORE, T. (2006) Ecological consequences of artificial night lighting. Island Press, Washington, DC.
- RICHNER, H. (1989) Habitat-specific growth and fitness in carrion crows (*Corvus corone corone*). *Journal of Animal Ecology*, 58, 427–440.
- ROMERO, L.M. (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 249–255.
- ROMERO, L.M., DICKENS, M.J. & CYR, N.E. (2009) The reactive scope model—a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Hormones and Behavior*, 55, 375–389.
- ROMERO, L.M. & REED, J.M. (2005) Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 140, 73–79.
- ROMERO, L.M. & WIKELSKI, M. (2001) Corticosterone levels predict survival probabilities of Galapagos marine iguanas during El Nino events. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 7366–7370.
- ROMERO, L.M. & WIKELSKI, M. (2002) Severe effects of low-level oil contamination on wildlife predicted by the corticosterone-stress response: preliminary data and a research agenda. *Spill Science & Technology Bulletin*, 7, 309–313.
- ROTTENBORN, S.C. (1999) Predicting the impacts of urbanization on riparian bird communities. *Biological Conservation*, 88, 289–299.
- ROUX, K.E. & MARRA, P.P. (2007) The presence and impact of environmental lead in passerine birds along an urban to rural land use gradient. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 53, 261–268.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- SANDSTRÖM, U.G., ANGELSTAM, P. & MIKUSIŃSKI, G. (2006) Ecological diversity of birds in relation to the structure of urban green space. *Landscape and Urban Planning*, 77, 39–53.
- SAPOLSKY, R.M., ROMERO, L.M. & MUNCK, A.U. (2000) How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions 1. *Endocrine Reviews*, 21, 55–89.
- SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J. & MARGULES, C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5, 18–32.
- SCHEIFLER, R., COEURDASSIER, M., MORILHAT, C., BERNARD, N., FAIVRE, B., FLICOTEAUX, P., GIRAUDOUX, P., NOEL, M., PIOTTE, P., RIEFFEL, D., DE VAUFLEURY, A. & BADOT, P.-M. (2006) Lead concentrations in feathers and blood of common blackbirds (*Turdus merula*) and in earthworms inhabiting unpolluted and moderately polluted urban areas. *Science of the Total Environment*, 371, 197–205.
- SCHEUHAMMER, A.M., MEYER, M.W., SANDHEINRICH, M.B. & MURRAY, M.W. (2007) Effects of environmental methylmercury on the health of wild birds, mammals, and fish. *Ambio*, 36, 12–19.
- SCHLAEPFER, M.A., RUNGE, M.C. & SHERMAN, P.W. (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 474–480.
- SCHLEUß, U., WU, Q. & BLUME, H.-P. (1998) Variability of soils in urban and periurban areas in Northern Germany. *Catena*, 33, 255–270.
- SCHROEDER, J., NAKAGAWA, S., CLEASBY, I.R. & BURKE, T. (2012) Passerine Birds Breeding under Chronic Noise Experience Reduced Fitness. *PLoS One*, 7, e39200.
- SCHULTE-HOSTEDDE, A.I., MILLAR, J.S. & HICKLING, G.J. (2001) Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 1021–1029.
- SCHUSTER, S., ZOLLINGER, S.A., LESKU, J.A. & BRUMM, H. (2012) On the evolution of noise-dependent vocal plasticity in birds. *Biology letters*, 8, 913–916.
- SELIN, N.E. (2009) Global biogeochemical cycling of mercury: a review. *Annual Review of Environment and Resources*, 34, 43.
- SETO, K.C., GÜNERALP, B. & HUTYRA, L.R. (2012) Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 16083–16088.
- SHAW, L.M., CHAMBERLAIN, D. & EVANS, M. (2008) The House Sparrow *Passer domesticus* in urban areas: reviewing a possible link between post-decline distribution and human socioeconomic status. *Journal of Ornithology*, 149, 293–299.
- SHOCHAT, E. (2004) Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos*, 106, 622–626.

- SHOCHAT, E., WARREN, P.S., FAETH, S.H., MCINTYRE, N.E. & HOPE, D. (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 186–191.
- SLABBEKOORN, H. (2013) Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, 85, 1089–1099.
- SLABBEKOORN, H. & PEET, M. (2003) Ecology: Birds sing at a higher pitch in urban noise - Great tits hit the high notes to ensure that their mating calls are heard above the city's din. *Nature*, 424, 267–267.
- SLABBEKOORN, H. & RIPMEESTER, E.A. (2008) Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. *Molecular Ecology*, 17, 72–83.
- SMALL, C. & ELVIDGE, C.D. (2011) Mapping decadal change in anthropogenic night light. *Procedia Environmental Sciences*, 7, 353–358.
- SNOEIJIS, T., DAUWE, T., PINXTEN, R., VANDESANDE, F. & EENS, M. (2004) Heavy metal exposure affects the humoral immune response in a free-living small songbird, the great tit (*Parus major*). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 46, 399–404.
- SOL, D., LAPIEDRA, O. & GONZÁLEZ-LAGOS, C. (2013) Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour*, 85, 1101–1112.
- SPOELSTRA, K. & VISSER, M.E. (2014) The impact of artificial light on avian ecology. In *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations* (eds D. Gil & H. Brumm), pp. 21–28. Oxford University Press, Oxford.
- STEVENSON, R.D. & WOODS, W.A. (2006) Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integrative and Comparative Biology*, 46, 1169–1190.
- SWADDLE, J.P. & PAGE, L.C. (2007) High levels of environmental noise erode pair preferences in zebra finches: implications for noise pollution. *Animal Behaviour*, 74, 363–368.
- SWAILEH, K.M. & SANSUR, R. (2006) Monitoring urban heavy metal pollution using the House Sparrow (*Passer domesticus*). *Journal of Environmental Monitoring*, 8, 209–213.
- TAN, S.W., MEILLER, J.C. & MAHAFFEY, K.R. (2009) The endocrine effects of mercury in humans and wildlife. *Critical Reviews in Toxicology*, 39, 228–269.
- TENNESSEN, J.B., PARKS, S.E. & LANGKILDE, T. (2014) Traffic noise causes physiological stress and impairs breeding migration behaviour in frogs. *Conservation Physiology*, 2, cou032.
- THIEL, D., JENNI-EIERMANN, S., BRAUNISCH, V., PALME, R. & JENNI, L. (2008) Ski tourism affects habitat use and evokes a physiological stress response in capercaillie *Tetrao urogallus*: a new methodological approach. *Journal of Applied Ecology*, 45, 845–853.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- TRATALOS, J., FULLER, R.A., EVANS, K.L., DAVIES, R.G., NEWSON, S.E., GREENWOOD, J.J. & GASTON, K.J. (2007) Bird densities are associated with household densities. *Global Change Biology*, 13, 1685–1695.
- UNITED NATIONS (2015) World Urbanization Prospects: The 2014 Revision. Department of Economic and Social Affairs, Population Division, New York.
- VERZIJDEN, M.N., RIPMEESTER, E. A. P., OHMS, V.R., SNELDERWAARD, P. & SLABBEKOORN, H. (2010) Immediate spectral flexibility in singing chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. *The Journal of Experimental Biology*, 213, 2575–2581.
- VOOGT, J.A. & OKE, T.R. (2003) Thermal remote sensing of urban climates. *Remote Sensing of Environment*, 86, 370–384.
- WADA, H., CRISTOL, D.A., McNABB, F.A. & HOPKINS, W.A. (2009) Suppressed adrenocortical responses and thyroid hormone levels in birds near a mercury-contaminated river. *Environmental Science & Technology*, 43, 6031–6038.
- WALKER, B.G., BOERSMA, P.D. & WINGFIELD, J.C. (2005) Field endocrinology and conservation biology. *Integrative and Comparative Biology*, 45, 12–18.
- WALKER, C.H. (2003) Neurotoxic pesticides and behavioural effects upon birds. *Ecotoxicology*, 12, 307–316.
- WALKER, C.H., SIBLY, R.M., HOPKIN, S.P. & PEAKALL, D.B. (2012) Principles of Ecotoxicology Fourth Edition. CRC Press, Taylor & Francis Group.
- WALSH, C.J., ROY, A.H., FEMINELLA, J.W., COTTINGHAM, P.D., GROFFMAN, P.M. & MORGAN, R.P. (2005) The urban stream syndrome: current knowledge and the search for a cure. *Journal of the North American Benthological Society*, 24, 706–723.
- WARREN, P.S., KATTI, M., ERMANN, M. & BRAZEL, A. (2006) Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour*, 71, 491–502.
- WEI, B. & YANG, L. (2010) A review of heavy metal contaminations in urban soils, urban road dusts and agricultural soils from China. *Microchemical Journal*, 94, 99–107.
- WINGFIELD, J.C. (2008) Comparative endocrinology, environment and global change. *General and Comparative Endocrinology*, 157, 207–216.
- WINGFIELD, J.C. (2013) Ecological processes and the ecology of stress: the impacts of abiotic environmental factors. *Functional Ecology*, 27, 37–44.
- WINGFIELD, J.C., DAVEY, K.G., PETER, R.E. & TOBE, S.S. (1994) Modulation of the adrenocortical response to stress in birds. In *Perspectives in Comparative Endocrinology* pp. 520–528. National Research Council, Canada, Ottawa.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- WINGFIELD, J.C., MANEY, D.L., BREUNER, C.W., JACOBS, J.D., LYNN, S., RAMENOFKY, M. & RICHARDSON, R.D. (1998) Ecological bases of hormone—behavior interactions: the ‘emergency life history stage’. *American Zoologist*, 38, 191–206.
- WINGFIELD, J.C. & SAPOLSKY, R.M. (2003) Reproduction and resistance to stress: when and how. *Journal of Neuroendocrinology*, 15, 711–724.
- WOLFE, M.F., SCHWARZBACH, S. & SULAIMAN, R.A. (1998) Effects of mercury on wildlife: a comprehensive review. *Environmental toxicology and chemistry*, 17, 146–160.
- WONG, C.S., LI, X. & THORNTON, I. (2006) Urban environmental geochemistry of trace metals. *Environmental Pollution*, 142, 1–16.
- WONG, F., HARNER, T., LIU, Q.-T. & DIAMOND, M.L. (2004) Using experimental and forest soils to investigate the uptake of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) along an urban-rural gradient. *Environmental Pollution*, 129, 387–398.
- WOOD, W.E. & YEZERINAC, S.M. (2006) Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *The Auk*, 123, 650–659.
- YEH, P.J. (2004) Rapid evolution of a sexually selected trait following population establishment in a novel habitat. *Evolution*, 58, 166–174.
- YEH, P.J. & PRICE, T.D. (2004) Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment. *The American Naturalist*, 164, 531–542.
- ZHANG, S., LEI, F., LIU, S., LI, D., CHEN, C. & WANG, P. (2011) Variation in baseline corticosterone levels of tree sparrow (*Passer montanus*) populations along an urban gradient in Beijing, China. *Journal of Ornithology*, 152, 801–806.

ANNEXES

CENTRE D'ETUDES BIOLOGIQUES DE CHIZÉ
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Programme de prélèvements de plumes sur Moineau domestique (*Passer domesticus*)

2014

**Introduction
Présentation
Protocole**

Responsables programme :

Frédéric Angelier (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé)

Contacts :

Alizée Meillère (alizee.meillere@cebc.cnrs.fr)



1. Introduction

Quels sont les impacts d'un mode de vie urbain pour l'homme et la faune sauvage ? Depuis leurs apparitions, les villes ont été confrontées à des changements extrêmes en termes de structure et de conditions environnementales (dégradation et fragmentation des habitats végétalisés, pollution atmosphérique et sonore, augmentation du stress, etc.). L'urbanisation impose donc des contraintes environnementales drastiques pour les populations de vertébrés et, de ce fait, les environnements urbains sont souvent perçus comme des déserts écologiques. Ce manque de faune peut être problématique pour les populations humaines car des recherches récentes ont démontré qu'il y avait maintenant un besoin grandissant de contact avec la "nature". En effet, un tel contact a des effets très bénéfiques sur la santé physiologique et mentale des humains. Ainsi, la faune urbaine peut être considérée comme un indicateur de la "qualité de vie" pour les populations humaines et protéger ces populations est crucial pour la société.

Par ailleurs, l'environnement urbain est également caractérisé par des conditions jugées comme contraignantes, voir même néfastes à la santé humaine (pollution, stress, etc.). Cependant, il est difficile d'étudier l'impact d'un mode de vie urbain sur la santé des hommes pour des raisons éthiques et sociales évidentes. Dans ce contexte, il est très intéressant de pouvoir étudier des vertébrés sauvages évoluant en milieu urbanisé. En effet, ces espèces peuvent permettre de résoudre ces questions car elles partagent de manière générale la même physiologie que les hommes (des vertébrés également). Les quelques espèces de vertébrés capables d'habiter dans cet environnement urbain modifié peuvent donc être vu comme "des espèces sentinelles". Leur étude pourra permettre de comprendre l'impact du stress et de la pollution engendrés par un mode de vie urbain sur les animaux sauvages et ainsi, par extension, sur l'homme.

2. Présentation et continuité de l'étude

Pour répondre à ces questions, le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC-CNRS) a développé en 2013 et en coopération avec le CRBPO et l'ensemble des bagueurs volontaires un projet sur le moineau domestique. Cette d'espèce d'oiseau est particulièrement intéressante pour étudier ces questions car elle évolue aussi bien en milieu urbanisé qu'en milieu rural. L'objectif était de permettre une comparaison des contraintes que l'environnement urbain et rural impose aux moineaux. En effet, les moineaux, abondamment présents en villes, sont probablement exposés à des niveaux de stress environnementaux élevés (p. ex. carences alimentaires, pollution) et sont par conséquent idéaux pour comprendre les composantes négatives d'un mode de vie urbain sur la santé des individus. De plus, le moineau domestique est une espèce qui connaît un fort déclin dans de nombreuses villes européennes. Or les raisons de ce déclin sont encore mal connues. Ce projet permettra donc également d'essayer de comprendre si l'urbanisation peut affecter la faune des villes et donc la qualité de vie de l'environnement urbain.

La première année de ce projet (2013) a été couronnée de succès avec de nombreux sites échantillonnés par les bagueurs volontaires du réseau du CRBPO. Cependant, notre projet présente à l'heure actuelle un déficit en termes de milieu urbanisé car la majorité des prélèvements ont été effectués en milieu rural en 2013. Nous relançons donc ce projet de prélèvements pour l'année 2014. Comme en 2013, ce programme consiste à effectuer des prélèvements de plumes, dans différents sites urbains et ruraux en France. L'objectif est de mettre un accent particulier sur les sites urbains, mais également de continuer à prélever dans les sites ruraux afin de remplir nos objectifs de comparaison pour l'année 2014. Ces prélèvements permettront d'une part de nous renseigner sur les niveaux de polluants (métaux lourds) et d'autre part d'essayer de comprendre l'impact d'un mode de vie urbain sur la physiologie du moineau (dosage de la corticostérone, hormone de stress chez les oiseaux).

3. Principe du protocole

3.1. Période de capture

Une période de capture **en vue de prélèvements de plumes** est envisagée pour cette étude :

- **Mi-Février - Mi-Août 2013** : Période de capture des **jeunes de l'année et d'individus adultes AVANT LEUR MUE** qui a lieu vers la fin de l'été.

3.2. Choix des sites de capture

Pour cette étude, **chaque bagueur devra effectuer des captures dans un site, soit en milieu urbain (ou péri-urbain), soit en milieu rural. Dans le cas où les deux types de sites sont disponibles (urbain et rural), le bagueur devra privilégier le site urbain ou éventuellement prélever dans les deux sites.**

Le bagueur choisira le site le plus urbanisé ou le plus rural possible afin de permettre à notre étude de comparer des sites contrastées. Les coordonnées géographiques précises de chaque site nous permettront ensuite de les classer selon un gradient d'urbanisation.

- **Milieu urbain** : agglomération de plus de 10 000 habitants (ex d'habitats : pavillons et parcs en zone d'urbanisation continue)
 - parc et zone urbanisée au centre de l'agglomération = urbain
 - zones pavillonnaires périphériques = péri-urbain
- **Milieu rural** : agglomération de moins de 5 000 habitants (ex d'habitats : maisons individuelles, fermes, hameaux et zones pavillonnaires en zone d'urbanisation discontinue)

Il est important de choisir des sites permettant de capturer et d'effectuer le minimum de prélèvements demandés.

- Pour la **période de capture allant de mi-février à mi-août, l'effectif minimum** à capturer devra être de **10 jeunes et de 10 adultes (maximum : 15 jeunes et 15 adultes)**.

4. Protocole détaillé

4.1. Prise des données sur le terrain

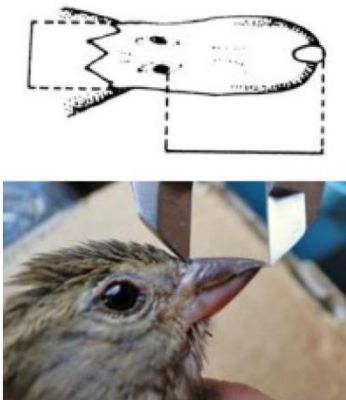
Le baguage et la prise des données se feront immédiatement, sur le lieu même de la capture :

- **Baguer (ou contrôler la bague).**
- **Noter la date et l'heure de capture.**
- **Renseigner le sexe et l'âge (préciser s'il s'agit d'un adulte sexé ou d'un jeune (codes CRBPO habituels).**
- **Prendre les mesures biométriques de masse ($\pm 0,1$ g) et de longueur de bec, de tarse et d'aile pliée.** Pour le tarse et le bec : faire 3 fois les mesures et prendre la valeur moyenne.

Mesure du bec :

(mesure « bec-narine »)

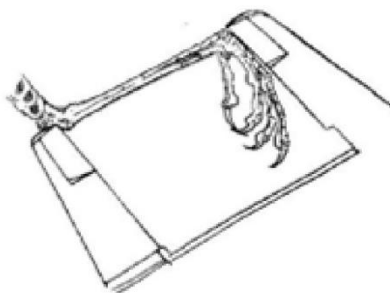
Elle s'effectue à l'aide d'un pied à coulisse (précision **0.1 mm**) : introduire la pointe du pied à coulisse dans une des narines et positionner l'autre partie du pied



Mesure du tarse :

Elle s'effectue à l'aide d'un pied à coulisse (précision **0.1 mm**) du tibia jusqu'à la protubérance externe de l'articulation.

Pour cette mesure, il faut tenir l'oiseau sur le dos, entre l'index et le majeur, et tenir le tarse entre le pouce et l'index.



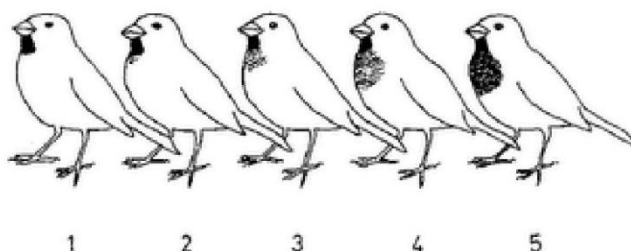
Mesure de l'aile pliée :

La mesure habituelle. Elle se mesure à l'aide d'une règle graduée (précision **0.5 mm**) présentant une butée au zéro.

■ Taille de la bavette noire chez les mâles.

Donner un score à la taille de la bavette

- 1 : très petite
- 2 : petite
- 3 : moyenne
- 4 : grande
- 5 : très grande



4.2. Prélèvement de plumes

Le prélèvement consiste à collecter les **deux rectrices centrales**.

N.B : Par rapport à 2013, nous ne demandons plus le prélèvement des plumes de couverture ca, grâce à des développements techniques récents, il s'avère que les rectrices sont suffisantes pour réaliser l'ensemble des mesures.

Les mettre dans une enveloppe en papier étiquetées avec **la date, le n° de bague métal, le nom du site, l'habitat du site (urbain URB ou rural RUR), et le nom du bagueur**.

Les conserver au sec, à température ambiante et les envoyer au plus vite par la poste au CEBC. Pour éviter l'humidité externe lors de l'envoi par la poste mettre les enveloppes papier contenant les échantillons dans un sachet congélation.

Adresse des envois :

Alizée Meillère
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé
79360 Villiers-en-Bois

Saisie des données relatives aux individus échantillonnés

Les données seront saisies au format type CRBPO habituel. Il faudra remplir systématiquement tous les champs suivants :

- Les classiques obligatoires (Cf. section 2 du Guide de saisie des données issues du baguage d'oiseaux).
- Pour la biométrie : AD = Adiposité ; LP = Longueur de l'aile ; BN = Longueur du bec depuis la narine ; LT = Longueur du tarse ; MA = Masse ; Pour les mâles : SB = Score de taille de la bavette.
- Pour la localité : LIEUDIT = Lieu-dit où est bagué l'oiseau ; LAT = Latitude (N XX°XX'XX.X'') & LON = Longitude (W/E XXX°XX'XX.X''), à obtenir sur Google Earth ou Geoportail IGN ; ou avec un GPS ; MI = Type d'habitat.
- THEME et THEME SESSION = PROG PERS
- BAGUEUR = ANGELIER, Frederic
- BG = votre code bagueur
- Le fichier de données est à transmettre à alizee.meillere@cebc.cnrs.fr, qui assemblera les données et les transmettra au CRBPO.

5. Modalité de participation/Inscription

Afin de participer à ce programme, il est nécessaire de s'engager à respecter le protocole ci-dessus et d'effectuer le minimum de prélèvements demandés (sauf cas de force majeure bien sûr).

Les inscriptions sont à effectuer via le formulaire disponible sur le site du CRBPO :
[http://www2.mnhn.fr/crbpo/spip.php?rubrique88#\[15\]](http://www2.mnhn.fr/crbpo/spip.php?rubrique88#[15])

L'inscription vaudra demande d'autorisation de prélèvement de plumes sur Moineau domestique auprès du CRBPO pour 2013. Pierre Fiquet inclura ces demandes dans vos autorisations de capture.

Pour des infos complémentaires sur le protocole, veuillez contacter Alizée MEILLÈRE
[\(alizee.meillere@cebc.cnrs.fr\)](mailto:alizee.meillere@cebc.cnrs.fr)

Influence du bruit et de l'anthropisation sur le développement d'un oiseau :
étude d'une population de moineaux se reproduisant sur des aires d'autoroute

Frédéric Angelier, Alizée Meillère & François Brischoux

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UMR 7372, Villiers en Bois, 79360, France

Résumé

Bien que le développement des villes ait permis un essor important, le milieu urbain est également caractérisé par des conditions jugées comme néfastes pour l'Homme et la biodiversité. Evaluer précisément l'impact de l'urbanisation sur les vertébrés est cependant peu aisé car le milieu urbain est caractérisé par des contraintes multiples et, de ce fait, il est difficile de comprendre quelle contrainte spécifique est à l'origine des effets observés. Dans ce projet, nous nous sommes focalisés sur un milieu anthropisé particulier qui permet de comprendre plus spécifiquement l'impact du bruit sur la faune : les aires d'autoroute en zones rurales. Nous y avons étudié les performances de reproduction et l'ontogénie de la réponse adrénocorticale au stress chez une espèce sentinelle du milieu urbain, le moineau domestique. De manière surprenante, nous avons montré que les poussins élevés sur les aires d'autoroute étaient plus grands et en meilleure condition (malgré une probabilité d'éclosion plus faible) que ceux issus d'un milieu rural peu anthropisé. Ainsi, les conditions environnementales peuvent bel et bien affecter les performances de reproduction et le bon développement des poussins. Par contre, nous n'avons pas pu mettre en évidence un effet marqué du bruit sur ces variables. En conclusion, l'influence du bruit sur le développement semble pouvoir être masquée par d'autres facteurs environnementaux plus primordiaux pour le développement des poussins.

Mots-clés : développement, stress, ontogénie, reproduction, bruit.

Introduction

Contraintes liées à l'urbanisation

Quels sont les impacts d'un mode de vie urbain pour l'homme? Depuis la fin du siècle dernier, le mode de vie a changé de manière drastique : en 1900 seulement un très faible pourcentage de la population humaine vivait en milieu urbain (~14%) mais suite à des évolutions socio-économiques importantes, la population humaine s'est concentrée dans les villes et dorénavant, la majorité des hommes vivent en zones urbaines. Il est même prédit que cette urbanisation des populations va s'accroître et 70% de la population humaine devrait vivre en ville à l'horizon 2050 (United Nations 2007). De ce fait, mettre en place des mesures afin d'améliorer la qualité de vie des populations urbaines est devenu une priorité (Dye 2008).

Le développement des villes a bien sûr permis un essor économique et social important. Cependant, le milieu urbain est également caractérisé par des conditions jugées comme contraignantes, voire même néfastes à la santé et au bien-être psychologique des populations humaines (pollution, bruit, stress, etc., Henwood & Pidgeon 2001 ; Miller et al. 2007). D'un point de vue écologique, les villes peuvent être considérées comme un des environnements où les changements sont les plus rapides et les plus prononcés (Grimm et al. 2008). Ainsi, le milieu urbain ou suburbain subit des modifications de structure importantes (dégradation, fragmentation et artificialisation de l'habitat), des perturbations accrues (bruit, stress, Fidell 1978 ; Raimbault & Dubois 2005) et une pollution amplifiée (particules et métaux lourds, Brunekreef & Holgate 2002, Azimi et al. 2005). De ce fait, les problèmes de santé humaine sont globalement augmentés en ville (Henwood & Pidgeon 2001 ; Miller et al. 2007) et le milieu urbain se caractérise également par une faible biodiversité (Chace & Walsh 2006 ; Shochat et al. 2006, 2010).

Etude d'espèces sentinelles

Malgré toutes ces contraintes, quelques animaux sont tout de même capables de vivre et de se reproduire en milieu urbain et ces animaux ont un rôle crucial à jouer pour le bien-être des populations humaines urbaines. Un rôle direct tout d'abord puisque l'absence d'animaux et de biodiversité en ville est reconnue comme un problème majeur pour l'homme. En effet, les villes sont perçues comme des déserts écologiques et ceci semble provoquer un manque important pour les hommes qui ont un besoin croissant de contact avec la faune sauvage (Kaplan 1983). Plusieurs études ont ainsi pu montrer que le contact avec la nature avait un impact positif sur la psychologie et la santé humaine (Maas et al. 2006 ; Fuller et al. 2007 ; Van den Berg et al. 2007). De ce fait, la faune présente en ville apparaît comme un facteur crucial pour mesurer la qualité de vie des populations urbaines. Un rôle indirect ensuite car ces animaux peuvent nous renseigner sur les contraintes auxquelles les hommes sont confrontés en ville et sur les effets du milieu urbain sur la santé. En effet, malgré des différences évidentes entre hommes et animaux, les vertébrés partagent tous le même fonctionnement physiologique global. Ainsi, les effets de la pollution, du stress et du bruit sur les animaux pourront être utilisés pour mieux comprendre et appréhender les effets d'un mode de vie urbain sur l'homme (Calderon-Garciduenas et al. 2001 ; Regoli et al. 2006). Dans ce contexte, étudier des espèces « sentinelles » pourra non seulement permettre de mieux comprendre l'impact du milieu urbain sur la santé humaine, mais également de proposer des mesures pour protéger ces espèces et ainsi améliorer le bien-être des populations humaines vivant en milieu urbain.

Ontogénie de la réponse au stress

Une phase particulièrement sensible pour les vertébrés est la phase de développement lors de laquelle les principaux mécanismes comportementaux et physiologiques sont mis en place et modélisés. Parmi eux, le mécanisme de la réponse au stress est primordial car il est au cœur de l'allostase qui permet aux organismes de s'ajuster à des changements environnementaux (Sapolsky et al. 2000 ; Romero et al. 2009). En fait, la réponse au stress est définie comme l'ensemble des réponses d'un organisme soumis à des contraintes environnementales (Wingfield et al. 1998). Le

stress est un concept central en écologie et son étude nous donne une occasion unique de comprendre comment l'environnement, urbain dans notre cas, affecte les animaux et par extension l'homme. En réponse à un événement stressant, une cascade hormonale se met en place et ceci résulte en une forte et rapide augmentation des concentrations sanguines de corticostérone. Cette sécrétion hormonale commande un grand nombre de paramètres physiologiques et comportementaux dont l'activation a pour objectif d'aider l'organisme à surmonter l'évènement stressant (Wingfield et al. 1998 ; Sapolsky et al. 2000 ; Romero et al. 2009). Cependant, l'activation de ces mécanismes a également des effets néfastes car ils engendrent par exemple une plus forte sensibilité aux maladies, des troubles comportementaux et une reproduction altérée (Sapolsky et al. 2000 ; Wingfield & Sapolsky 2003). On comprend donc que cette réponse au stress est associée à des bénéfices et des coûts et que ce mécanisme doit être parfaitement ajusté à la situation pour permettre à un organisme de s'ajuster à son environnement (Wingfield et al. 2011). Pour étudier, cette réponse au stress chez les vertébrés sauvages, l'hormone corticostérone (chez les oiseaux) est classiquement utilisée (Wingfield et al. 1998). La mesure de ces taux de corticostérone rapidement après capture nous renseigne sur le ressenti qu'un vertébré a de son environnement. Par ailleurs, il est possible de tester la capacité d'un organisme à réagir face à un stress en mesurant l'augmentation des taux circulants de corticostérone en réponse à un stress standardisé (Wingfield et al. 1998). Ainsi, la mesure de ces taux d'hormones de stress en milieu urbain peut nous renseigner sur les contraintes auxquelles ces populations sont soumises en milieu urbain. Notre projet vise justement à comprendre si l'environnement urbain peut représenter une contrainte pour les vertébrés, et ainsi, affecter la mise en place des mécanismes physiologiques du stress (réponse au stress) lors du développement.

Le moineau domestique : un modèle de choix

Le moineau domestique est une espèce de choix pour notre étude puisqu'elle est à juste titre considérée comme une espèce « sentinelle » du milieu urbain (Swaileh & Sansur 2007 ; Bichet et al. 2013). Pour rappel, une espèce sentinelle est définie comme une espèce qui renseigne bien sur l'état du milieu dans lequel elle est présente. Le moineau correspond à cette définition car il combine de nombreuses caractéristiques uniques. Tout d'abord, il présente l'avantage d'être l'une des rares espèces de vertébrés pouvant être trouvée en grand nombre en milieu urbain, mais également en milieu rural (De Laet & Summers-Smith 2007). Cette caractéristique permet des comparaisons entre un milieu peu perturbé et les villes et ainsi de mieux identifier les contraintes intrinsèques du milieu urbain. Deuxièmement, cette espèce est un vertébré et à ce titre, il partage de nombreux mécanismes physiologiques avec l'homme (Sturkie 2012). Ceci permettra de fournir des indices de l'impact potentiel du stress urbain sur la santé humaine. Troisièmement, cette espèce est également de taille suffisamment importante pour permettre la réalisation de nos mesures (mesures physiologiques). Enfin, cette espèce se reproduit en nichoir, rendant le suivi de sa reproduction très aisé (date de ponte, taille de ponte, survie des poussins). A notre connaissance, le moineau domestique est l'unique espèce de vertébré combinant tous ces avantages.

Depuis une décennie, le moineau est également considéré comme une espèce en danger au niveau européen et cette espèce est récemment devenue une espèce protégée en France et en Europe (liste rouge de l'IUCN). En effet, les populations de moineaux sont en fort déclin dans de nombreux pays européens (De Laet & Summers-Smith 2007 ; Murgui et al. 2010 ; Seress et al. 2012). De manière très intéressante, le déclin des populations de moineaux est bien plus prononcé en milieu urbain qu'en milieu rural au niveau européen (De Laet & Summers-Smith 2007 ; Murgui et al. 2010), suggérant ainsi que le déclin de cette espèce pourrait être dû aux contraintes spécifiques du milieu urbain.

Un habitat particulier pour comprendre l'impact du bruit sur l'ontogénie de la réponse au stress

Comprendre l'impact de l'urbanisation sur les vertébrés est peu aisé car le milieu urbain est caractérisé par les contraintes multiples et, de ce fait, il est souvent très difficile de comprendre

quelle contrainte spécifique est à l'origine des effets observés sur la faune. Ainsi, la pollution lumineuse, la pollution atmosphérique, le bruit, la présence humaine l'absence de végétation sont de multiples perturbations classiquement présentes en ville. Afin de mieux identifier l'impact de ces perturbations, nous pensons qu'il est essentiel d'étudier des milieux particuliers où ces contraintes peuvent être dissociées (c'est-à-dire des milieux où seul un nombre limité de perturbations est présent). Dans cette étude, nous proposons ainsi de comparer un site rural où l'ensemble de ces contraintes sont absentes ou minimales et un site d'aires d'autoroutes situées en zones rurales, où seul le bruit représente une contrainte très forte. De cette façon, nous pourrions identifier l'impact de cette contrainte spécifique sur l'ontogénie de la réponse au stress de notre espèce sentinelle.

Objectifs de l'étude

L'objectif de ce projet est de comprendre l'impact du bruit urbain sur les performances de reproduction et l'ontogénie de la réponse au stress chez le moineau domestique. En suivant plusieurs couples de moineaux sur un site rural et un site pseudo-urbain, caractérisé par une pollution sonore importante (des aires d'autoroute), nous serons en mesure de comparer plusieurs paramètres indicateurs de la qualité de la reproduction (taille de ponte, succès d'éclosion, succès d'envol et taille à l'envol). De plus, nous serons également en mesure de comparer la réponse au stress des poussins issus des différents sites, donnant ainsi des indications sur l'impact du bruit sur l'ontogénie de la réponse au stress. Nous prédisons que le bruit sera associé à des performances de reproduction réduites et à une réponse au stress altérée.

Matériel et Méthodes

Sites d'étude et suivi de la reproduction

Notre étude a été menée en 2014 sur deux sites distincts localisés à 10 kilomètres l'un de l'autre en Poitou-Charentes. Le premier site était localisé sur la commune de Villiers en Bois dans un habitat principalement rural où les activités humaines sont minimales. Le deuxième site était localisé sur la commune de Doeuil sur le Mignon, sur une aire de repos de l'autoroute A10. Ce site était caractérisé par un environnement rural globalement similaire au site de la commune de Villiers en Bois. L'une des différences majeures est que ce second site est traversé par l'autoroute et subit donc une pollution sonore importante. Ce contraste représentait une opportunité intéressante pour mesurer l'impact du bruit sur nos variables d'intérêt. Sur chaque site, les bâtiments présents ont été équipés avec des nichoirs afin de faciliter la reproduction des moineaux (Leloutre et al. 2014). Ces nichoirs ont également donné accès aux poussins et aux œufs, nous permettant ainsi de mesurer nos variables d'intérêt. L'étude s'est étalée entre juin et août 2014. Durant cette période, les nichoirs étaient contrôlés toutes les semaines afin de vérifier si les oiseaux avaient pondu ou non. Une fois une ponte détectée, le suivi de l'incubation permettait de connaître la taille de ponte finale et le succès d'éclosion (Meillère et al. 2015). Une fois les poussins éclos, ceux-ci étaient pesés et mesurés (tarse et aile à l'aide d'un pied à coulisse) à l'âge de 9 jours. La condition des poussins était calculée en corrigeant la masse des poussins par leur taille corporelle (tarse). De plus, une prise de sang était effectuée rapidement pour mesurer le taux d'hématocrite (i.e. le pourcentage de volume représenté par les hématies dans une quantité donnée de sang).

Protocole de réponse au stress

Dans cette étude, le protocole de réponse au stress élaboré par Wingfield et al. (1998) a été utilisé : (1) l'individu est capturé et une première prise de sang est effectuée en moins de trois minutes afin d'obtenir le taux basal de corticostérone, indépendant du stress de capture ; (2) l'oiseau est maintenu captif dans un sac en toile durant 30 minutes ; (3) une deuxième prise de sang est effectuée et l'oiseau est relâché. La variation des taux de corticostérone entre la première (taux basal de corticostérone) et la deuxième prise de sang (taux de corticostérone induit par un stress) permet d'obtenir une mesure de la réactivité au stress de l'individu échantillonné. Comme ce protocole standardisé est répétable, il permet des comparaisons interindividuelles de réactivité au stress.

Sexage moléculaire

Le sexage moléculaire, réalisée au CEBC-CNRS, permet de différencier les poussins mâles des poussins femelles alors qu'ils sont morphologiquement similaires. Cette technique repose sur la différence de taille entre les introns CHD1Z (mâle) et CH1DW (femelle). Tout d'abord, l'ADN est extrait à partir des hématies (nucléées chez les oiseaux). Les introns sont ensuite isolés à l'aide d'enzymes spécifiques, puis amplifiés par PCR à l'aide d'amorces spécifiques. Les fragments CHD1Z (présents chez les mâles et les femelles) et les fragments CH1DW (présents chez les femelles uniquement) diffèrent par leur taille et poids respectifs. En conséquence, il est possible de les séparer en les faisant migrer par électrophorèse sur un gel d'agarose (chaque fragment possède une vitesse de migration propre). Cette migration permet donc de différencier les individus chez lesquels ces deux fragments sont présents (deux bandes visibles sur le gel après migration) de ceux chez lesquels seul le fragment CH1DZ est présent (males, une bande visible sur le gel après migration).

Dosage de corticostérone

Afin d'être dosée, la corticostérone est tout d'abord extraite du plasma à l'aide d'un solvant organique des lipides qui permet d'éliminer les protéines de transport (dosage de l'hormone totale). L'hormone marquée (au tritium), l'hormone "froide" à doser et l'anticorps sont ensuite mis en présence dans un milieu réactionnel avec des conditions précises (température, temps de réaction, etc.). Une fois l'incubation terminée, les fractions d'hormones marquées ou "froides" libres sont séparées des complexes anticorps-hormones par adsorption sur charbon recouvert de Dextran, ces étapes étant suivies dans les deux cas d'une centrifugation. Le milieu ne contenant plus que les complexes anticorps-hormones est compté sur un compteur à scintillations avec un liquide scintillant. Ce liquide scintillant émet un nombre de photons fluorescents proportionnel à la radioactivité du tritium.

Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SAS (version 9.4). Nous avons tout d'abord utilisé des modèles linéaires généralisés (GLM) pour tester si la taille de ponte, le succès d'éclosion et le succès d'envol étaient affectés par le site d'étude (aires d'autoroute vs. Villiers en Bois). Pour le succès d'éclosion et le succès d'envol, nous avons également rajouté soit la taille de ponte, soit la taille de nichée comme co-variable (pour tester si le succès d'éclosion ou le succès d'envol était dépendant de la taille de ponte ou de la taille de nichée). Dans un deuxième temps, nous avons utilisé des modèles mixtes (GLMM) avec le nid en variable aléatoire pour tenir compte du fait que les poussins d'un même nid ne sont pas indépendants. Nous avons ainsi comparé la taille (tarse et aile), la condition et le taux d'hématocrite entre les poussins issus des aires d'autoroute et les poussins issus de Villiers en Bois. Dans ces analyses, nous avons également inclus la taille de nichée en co-variable pour tenir compte d'une éventuelle influence de la compétition intra-nichée sur la taille, la condition et le taux d'hématocrite. Nous avons également comparé la proportion de femelles et de mâles entre les nichées des aires d'autoroute et les nichées de Villiers en Bois à l'aide d'un test χ^2 . Finalement, nous avons utilisé des GLMM pour comparer les taux basaux de corticostérone et la réponse au stress des poussins des aires d'autoroutes et de Villiers en Bois.

Résultats

Performances de reproduction

Nous n'avons trouvé aucune différence entre les moineaux de Villiers en Bois et ceux des aires d'autoroute en ce qui concerne la taille de ponte ($F_{1,15} = 0.79$, $p = 0.389$, Fig. 1). Par contre, nous avons trouvé que le succès d'éclosion des moineaux des aires d'autoroute était bien plus faible que celui des moineaux de Villiers en Bois ($F_{1,14} = 8.51$, $p = 0.011$, Fig. 1). La taille de ponte initial n'avait

par contre aucune incidence sur le succès d'éclosion ($F_{1,14} = 0.06$, $p = 0.818$). En ce qui concerne le succès d'envol, la taille de nichée (nombre de poussins éclos) avait un impact négatif sur le succès d'envol : plus nombreux étaient les poussins dans le nid, plus le succès d'envol était faible ($F_{1,14} = 6.81$, $p = 0.021$). Par contre, le site d'étude (Villiers en bois vs. Aires d'autoroute) n'avait aucune incidence sur le succès d'envol ($F_{1,14} = 2.85$, $p = 0.114$, Fig. 1).

Morphologie et condition des poussins

A l'âge de 9 jours, les poussins issus des aires d'autoroutes étaient plus grands que ceux issus de Villiers en Bois (tarse : $F_{1,35} = 6.05$, $p = 0.019$; aile : $F_{1,35} = 6.31$, $p = 0.017$, Fig. 2). La taille des poussins n'était par contre pas affectée par le nombre de poussins présents dans le nid (tarse : $F_{1,35} = 0.20$, $p = 0.656$; aile : $F_{1,35} = 0.25$, $p = 0.622$). De plus, les poussins issus des aires d'autoroute étaient en meilleure condition que les poussins de Villiers en Bois ($F_{1,35} = 7.13$, $p = 0.011$, Fig. 2). La condition des poussins était par contre indépendante du nombre de poussins présents dans le nid ($F_{1,35} = 0.54$, $p = 0.469$). Nous n'avons par contre pas trouvé de différence significative en terme de taux d'hématocrite entre les poussins issus des aires d'autoroutes et ceux issus de Villiers en Bois, malgré une forte tendance ($F_{1,32} = 3.20$, $p = 0.083$, Fig. 2). Enfin, nous n'avons pas trouvé de différence en terme de sex-ratio des poussins entre les sites ($\chi^2 = 0.23$, $p = 0.634$).

Réponse au stress

Nous n'avons pas trouvé de différence significative dans les taux basaux de corticostérone entre les poussins issus des aires d'autoroute et ceux issus de Villiers en Bois ($F_{1,35} = 0.01$, $p = 0.958$, Fig. 3). De même, la réponse au stress (i.e. les taux de corticostérone mesurés suite à 30 minutes de stress) étaient similaires entre les poussins issus des aires d'autoroute et ceux issus de Villiers en Bois ($F_{1,35} = 0.01$, $p = 0.914$, Fig. 3).

Discussion

Cette étude était la première à évaluer l'impact que pouvait avoir les aires d'autoroute, un milieu anthropisé très particulier, sur les performances de reproduction des individus et sur l'ontogénie de la réponse au stress. Ce milieu, situé en zone rurale, est caractérisé par un bruit important du fait du trafic automobile. Ainsi, nous avons comparé ce site autoroutier avec un autre site purement rural et sans activité humaine majeure afin de comprendre l'impact du bruit sur nos variables d'intérêt. Cette approche comparative était une opportunité unique pour évaluer les effets de l'urbanisation sur la faune, et plus particulièrement ceux du bruit autoroutier. Bien que nous ayons trouvé de grandes différences de morphologie et de condition entre les deux sites, nous n'avons pas trouvé d'effet majeur du site d'étude sur l'ontogénie de la réponse au stress. De manière surprenante, les différences observées étaient, de plus, contraire à nos prédictions puisque les poussins issus des aires d'autoroute semblaient bénéficier d'une meilleure croissance que ceux issus du site non anthropisé.

Performances de reproduction

Nous n'avons trouvé aucun effet du site d'étude sur la taille de ponte des moineaux, suggérant que le bruit autoroutier n'a pas un effet majeur sur cette variable. De manière similaire, le succès d'envol des poussins étaient similaires entre les deux sites d'études, suggérant que les conditions environnementales du site autoroutier n'avaient pas d'incidence majeure sur la reproduction. Ce résultat peut paraître surprenant étant donné que les aires d'autoroutes étaient caractérisées par un bruit très importante (~70 dB) mais il peut être expliqué par le contexte paysager. Les aires d'autoroutes étudiées étaient situées dans un environnement agricole intensif avec peu de bâtiments et peu d'arbres et bosquets. De ce fait, il est probable que les aires végétalisées et présentant des cavités artificielles (bâtiments et nichoirs) aient représentées une sorte « d'oasis » pour les moineaux. Selon cette hypothèse, les moineaux auraient bénéficié des cultures agricoles

avoisinentes pour la nourriture, mais également de l'habitat spécifique des aires d'autoroutes qui jouaient un rôle de refuge et un rôle propice à la reproduction.

Malgré la similarité de performances de reproduction entre les deux sites, nous avons trouvé que le succès d'éclosion était bien plus faible sur les aires d'autoroute en comparaison avec le site rural de Villiers en Bois. Ceci conforte notre prédiction que le dérangement, et dans ce cas précis le bruit autoroutier, est associé avec des coûts en terme de reproduction (Blackmer et al. 2004). Nous n'avons pas suivi le comportement des parents lors de cette étude, mais il est fort possible que le plus faible succès d'éclosion des pontes des aires d'autoroute soit expliqué par une plus faible assiduité d'incubation. Les aires d'autoroute sont très bruyantes et cela pourrait engendrer un dérangement qui effraie les oiseaux et les pousse à interrompre temporairement l'incubation des œufs. En effet, l'assiduité de l'incubation est un déterminant important du succès d'éclosion car l'interruption temporaire d'incubation est associée à un refroidissement des œufs qui représentent un risque pour la survie de l'embryon (Nord & Nilsson 2011 ; DuRant et al. 2013).

Croissance des poussins

Contrairement à notre prédiction, nous avons trouvé que les poussins issus des aires d'autoroutes étaient en meilleure condition et plus grand que ceux issus du site rural. Ces résultats sont d'ailleurs soutenus par les analyses sur le taux d'hématocrite, qui bien que non significative, suggèrent que les poussins issus de Villiers en Bois sont plus anémiés que ceux des aires d'autoroute (Williams 2012). Ces résultats sont fortement contre-intuitifs car nous comparions un site perturbé et un site « témoin » non perturbé et nous anticipions donc une différence opposée. Comment pouvons-nous donc expliquer ce résultat ? Tout d'abord, il est probable que le bruit n'ait pas eu d'incidence forte sur les poussins en termes de stress puisqu'ils sont en meilleure condition. Ceci est d'ailleurs conforté par notre résultat sur les taux basaux de corticostérone, qui ne sont pas différents entre les deux sites (Crino et al. 2014). Par ailleurs, notre résultat suggère également que l'approvisionnement des poussins n'a pas été altéré par le bruit puisque les poussins des aires sont plus grand et en meilleure condition que ceux de Villiers en Bois. En fait, l'approvisionnement des poussins ne requière a priori pas une assiduité aussi importante que l'incubation des œufs car les parents peuvent délivrer la nourriture très rapidement et repartir aussitôt. Ceci pourrait donc expliquer que nous ne trouvions pas la différence escomptée.

Par contre, cela n'explique pas pourquoi les poussins des aires d'autoroute sont en meilleure condition que ceux de Villiers en Bois. Dans cette étude, nous n'avons pas pu mesurer tous les paramètres qui affectent la reproduction des individus. Par exemple, nous n'avons pas évalué le risque de prédation ou la disponibilité alimentaire des deux sites (Zanette et al. 2011). Il est possible que le site de Villiers en Bois, situé proche d'une forêt, soit caractérisé par une plus grande présence de prédateurs des parents (éperviers). Ceci pourrait engendrer un ravitaillement des poussins plus faible à Villiers en Bois et expliquer les différences contre-intuitives observées. Par ailleurs, il est également possible que la disponibilité alimentaire soit plus importante sur les aires d'autoroutes que dans la zone de Villiers en Bois. Ces aires sont entourées d'espaces agricoles qui pourraient être plus propices à l'alimentation des jeunes. Il est également possible que la compétition pour la nourriture soit plus intense à Villiers en Bois car la diversité aviaire est beaucoup plus importante, ce qui expliquerait que les poussins soient moins bien nourris.

Ontogénie de la réponse au stress

Notre étude n'a démontré aucun effet du site sur la réponse au stress, suggérant donc que le bruit autoroutier, et de manière plus générale l'urbanisation, n'a pas d'effets majeur sur l'ontogénie de la réponse au stress. Ce résultat est, dans une certaine mesure, surprenant car le mécanisme de la réponse adrénocorticale au stress est généralement fortement affecté par les conditions de développement (Love & Williams 2008 ; Wada et al. 2009 ; Lendvai et al. 2009). L'influence du bruit a rarement été examinée mais une précédente étude a trouvé que la réponse au stress était atténuée

lorsque des poussins étaient confrontés à un bruit important. En fait, il est possible que l'effet du bruit soit principalement dû à un effet indirect sur l'approvisionnement des poussins. En effet, la condition corporelle et la croissance sont des déterminants importants de la réponse au stress (Wada et al. 2009, Lendvai et al. 2009) et le bruit pourrait avoir seulement un effet indirect sur l'ontogénie de la réponse au stress des poussins en modifiant l'effort d'approvisionnement des parents. Ainsi, dans notre étude, l'effet du bruit sur l'ontogénie de la réponse au stress pourrait avoir été masqué par de meilleures conditions environnementales des aires d'autoroute (disponibilité alimentaire, faible prédation, faible compétition). Quoi qu'il en soit, notre étude démontre que l'influence du bruit sur l'ontogénie de la réponse au stress, si elle existe, est mineure par rapport à l'influence d'autres variables.

Conclusion

Notre étude a démontré que les conditions environnementales pouvaient affecter les performances de reproduction et le bon développement des poussins. Nous n'avons par contre pas pu mettre en évidence un effet fort et marqué du bruit sur ces variables, suggérant que l'influence du bruit peut être masquée par d'autres facteurs environnementaux plus primordiaux pour le développement des poussins. Notre étude était malheureusement limitée à deux sites pour lesquels nous n'avons pas pu avoir accès à tous les paramètres environnementaux. Il sera donc intéressant dans le futur de réitérer cette étude en multipliant les sites afin d'avoir une vue plus intégrative de l'influence du bruit et de l'anthropisation sur le développement des poussins, et plus particulièrement sur l'ontogénie de la réponse au stress.

Remerciements

Ce projet a été soutenu financièrement par la Fondation Fyssen et le CNRS. Nous remercions C. Parenteau, C. Trouvé et S. Ruault pour leur aide dans la conduite des analyses de laboratoire. Nous remercions également C. Marciau, G. Béguier, M. Chrapecki, L. Sourisseau, J. Pernin, G. Gouchet et B. Michaud pour leur aide concernant le travail de terrain.

Références

- Azimi S., Rocher V., Garnaud S. et al. 2005. Decrease of atmospheric deposition of heavy metals in an urban area from 1994 to 2002 (Paris, France). *Chemosphere* 61:645-651.
- Bichet C., Scheifler R., Coeurdassier M. et al. 2013. Urbanization, trace metal pollution, and malaria prevalence in the House sparrow. *Plos One* e538656.
- Blackmer A.L., Ackerman J.T., Nevitt G.A. 2004. Effects of investigator disturbance on hatching success and nest-site fidelity in a long-lived seabird, Leach's storm petrel. *Biol Cons.* 116:141-148.
- Brunekeerf B., Holgate S.T. 2002. Air pollution and health. *Lancet* 360:1233-1242.
- Calderon-Garciduenas L., Gambling T.M., Acuna H. et al. 2001. Canines as Sentinel Species for Assessing Chronic Exposures to Air Pollutants: Part 2. Cardiac Pathology Toxicol. Sci. 61:356-367.
- Chace J.F., Walsh J.J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Lands. Urb. Plann.* 74:46-69.
- Crino O.L., Johnson E.E., Blickley J.L., Patricelli G.L., Breuner C.W. 2013. Effects of experimentally elevated traffic noise on nestling white-crowned sparrow stress physiology, immune function and life history. *J. Exp. Biol.* 216:2055-2062.
- De Laet J., Summers-Smith J.D. 2007. The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review. *J. Ornithol.* 168:275-278.
- Dye C. 2008. Health and urban living. *Science* 319:766-769.
- DuRant S.E., Hopkins W.A., Hepp G.R., Walters J.R. 2013. Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biol. Rev.* 488 :499-509.
- Fidell S. 1978. Nationwide urban noise survey. *J. Acoust. Soc. Am.* 64:198-206.
- Fuller R.A., Irvine K.N., Devine-Wright P. et al. 2007. Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biol. Lett.* 3:390-394.

- Grimm N.B., Foster D., Groffman P. Et al. 2008. The changing landscape: ecosystem responses to urbanization and pollution across climatic and societal gradients. *Front. Ecol. Environ.* 6:264-272.
- Henwood K., Pidgeon N. 2001. Talks about woods and trees: threat of urbanization, stability and biodiversity. *J. Env. Psychol.* 21:125-147.
- Kaplan R. 1983. The role of nature in the urban context. *Human Behavior & Environment: Advances in Theory & Research.* 6:127-161.
- Leloutre C., Gouzerh A., Angelier F. 2014. Hard to fly the nest. A study of body condition and plumage quality in house sparrow fledglings. *Curr. Zool.* 60:449-459.
- Lendvai A.Z., Loiseau C., Sorci G., Chastel O. 2009. Early developmental conditions affect stress response in juvenile but not in adult house sparrows (*Passer domesticus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 160: 30–35.
- Love O.P., Williams T.D. 2008. Plasticity in the adrenocortical response of a free-living vertebrate: the role of pre-natal and post-natal developmental stress. *Horm. Behav.* 54: 496–505.
- Maas J., Verheij R.A., Groenewegen P.P., et al. 2006. Green space, urbanity, and health: how strong is the relation? *J. Epidem. Comm. Health.* 60:587-592.
- Meillere A., Brischoux F., Angelier F. 2015. Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behav. Ecol.* In press.
- Miller K.A., Siscovick D.S., Sheppard L. et al. 2007. Long-term exposure to air pollution and incidence of cardiovascular events in women. *N. Eng. J. Med.* 356:447-458.
- Murgui E., Macias A. 2010. Changes in the House Sparrow *Passer domesticus* population in Valencia (Spain) from 1998 to 2008. *Bird Study* 57:281-288.
- Nord A., Nilsson J.A. 2011. Incubation temperature affects growth and energy metabolism in blue tits nestlings. *Am. Nat.* 178:639-651.
- Raimbault M., Dubois D. 2005. Urban soundscapes: Experiences and knowledge. *Cities* 22:339-350.
- Regoli F., Gorbi S., Fattorini D. Et al. 2006. Use of the Land Snail *Helix aspersa* as Sentinel Organism for Monitoring Ecotoxicologic Effects of Urban Pollution: An Integrated Approach. *Environ Health Perspect.* 114:63–69.
- Romero L.M., Dicken M.J., Cyr N.E. 2009. The reactive scope model – a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Horm. Behav.* 55:375–389.
- Sapolsky R.M., Romero L.M., Munck A.U. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions, *Endocrinol. Rev.* 21:55–89.
- Seress G., Bokony V., Pipoly I. et al. 2012. Urbanization, nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population. *J. Avian Biol.* 43:403-414.
- Shochat E., Warren P.S., Faeth S.H. 2006. Future directions in urban ecology. *Tr. Ecol. Evol.* 21 :661-662.
- Shochat E., Lerman S.B., Anderies S.M., et al. 2010. Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *Bioscience* 60:199-208.
- Sturkie P.D. 2012. *Avian Physiology*. Springer. London, UK.
- Swaileh K.M., Sansur R. 2007. Monitoring urban heavy metal pollution using the House sparrow (*Passer domesticus*). *J. Environ. Monit.* 8:209-213
- United Nations 2007. *World urbanization prospects: the 2007 revision*.
- Van den Berg A.E., Hartig T., Staats H. 2007. Preference for nature in urbanized societies: Stress, restoration, and the pursuit of sustainability. *J. Social Issues* 63:79-96.
- Wada H., Salvante K.G., Stables C., Wagner E., Williams T.D., Breuner C.W. 2009. Ontogeny and individual variation in the adrenocortical response of zebra finch (*Taeniopygia guttata*) nestlings. *Physiol. Biochem. Zool.* 82: 325–331.
- Williams T.D. 2012. *Physiological Adaptations for Breeding in Birds*. Princeton University Press, USA.
- Wingfield J.C., Sapolsky R.M. 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how?, *J Neuroendocrinol.* 15 :711–724.
- Wingfield J.C., Maney D.L., Breuner C.W., et al. 1998. Ecological bases of hormone-behavior interactions: the “emergency life history stage”. *Am. Zool.* 38:191–206.

- Wingfield J.C., Kelley J.P., Angelier F. 2011. What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? *Curr Zool.* 57:363–374.
- Zanette L.Y., White A.F., Allen M.C., Clinchy M. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science.* 334:1398–1401.

Figure 1. Comparaison des performances de reproduction entre les deux sites d'étude (aires d'autoroutes : noir ; site rural à Villiers en Bois : blanc). Les moyennes et les déviations standards sont représentées. La taille de ponte et le succès d'envol sont similaires entre les deux sites. Par contre, la probabilité d'éclosion est plus faible sur les aires d'autoroute.

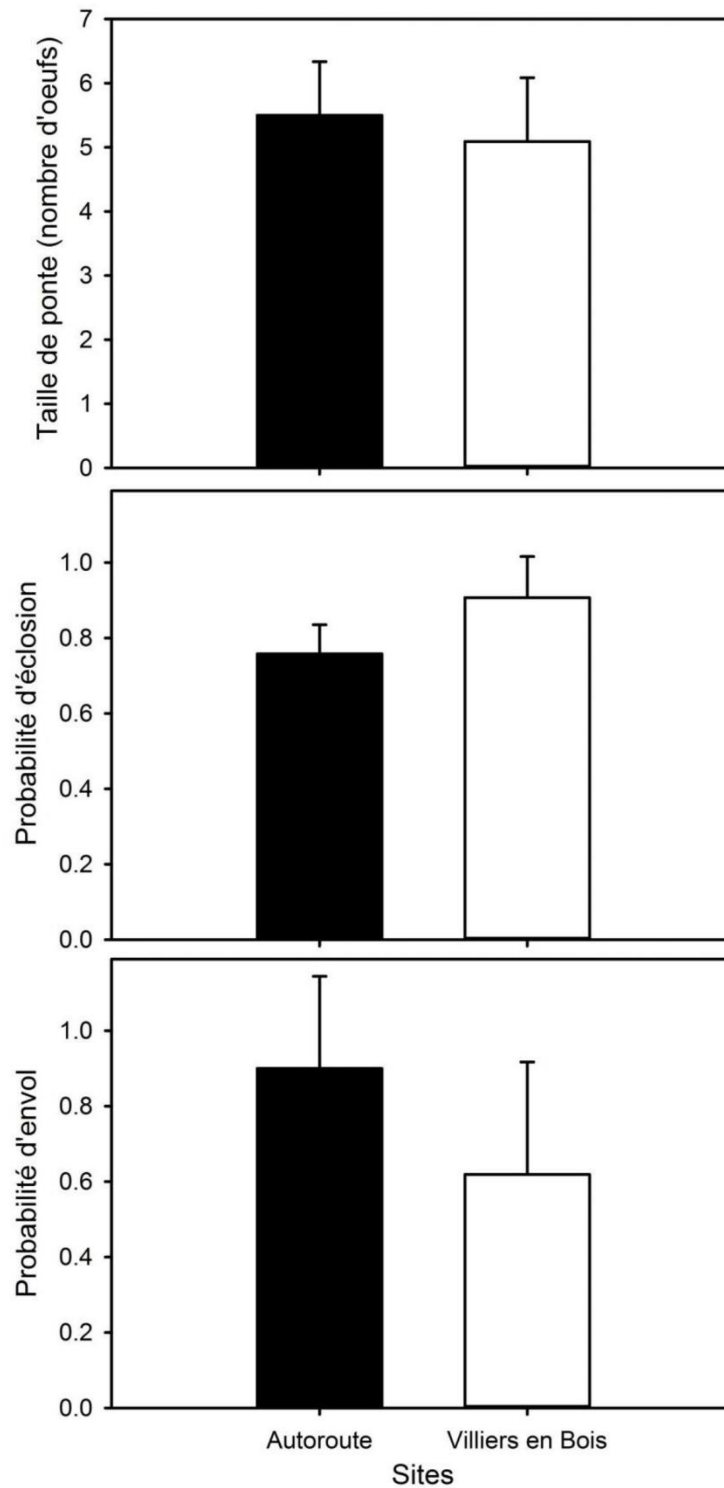


Figure 2. Comparaison de la morphologie des poussins âgés de 9 jours entre les deux sites d'étude (aires d'autoroutes : noir ; site rural à Villiers en Bois : blanc). Les moyennes et les déviations standards sont représentées. La taille et la condition corporelle diffèrent entre les deux sites. La différence n'est que marginale pour le taux d'hématocrite.

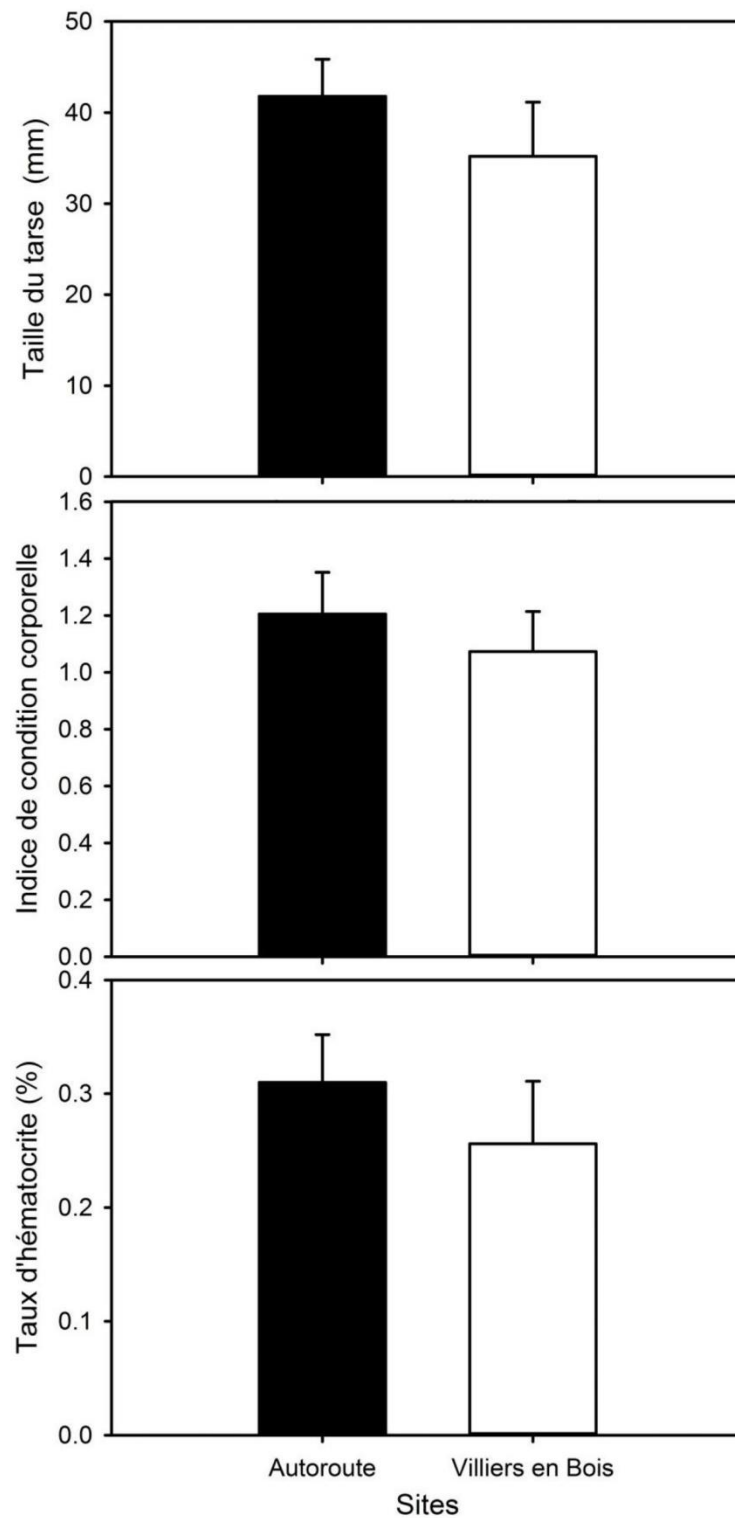
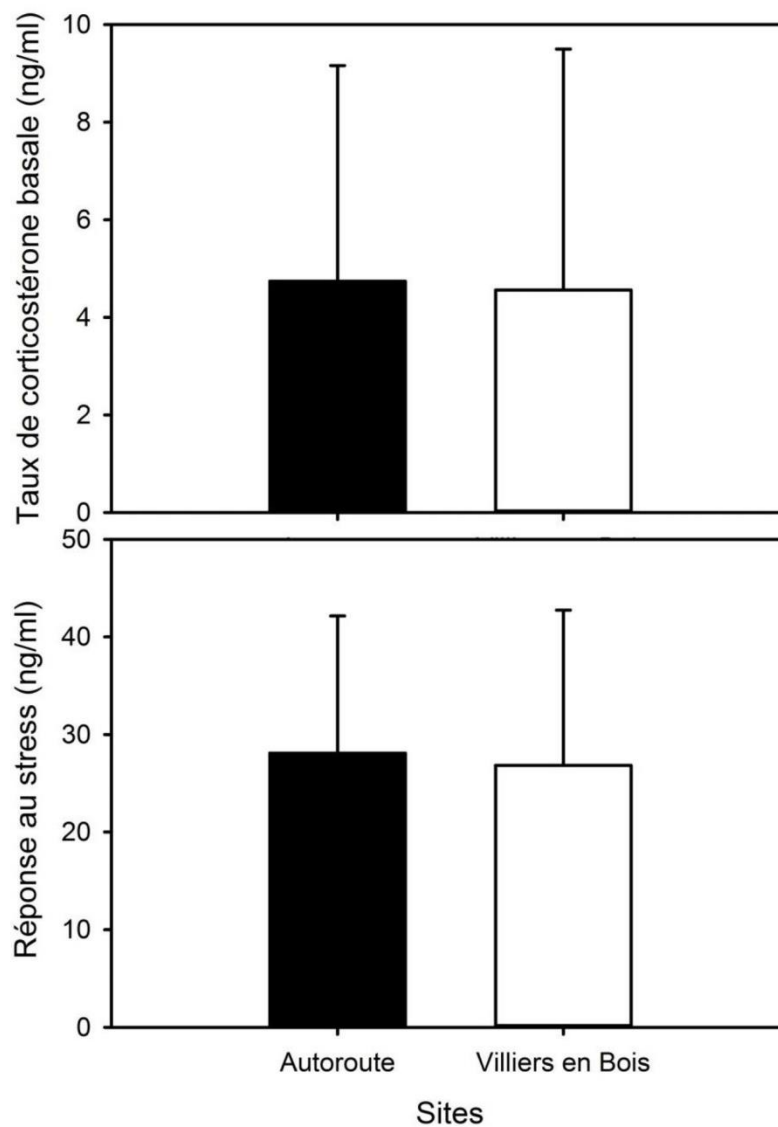


Figure 3. Comparaison des taux de corticostérone basaux et de la réponse au stress (taux de corticostérone atteints après un stress de 30 mins) des poussins âgés de 9 jours entre les deux sites d'étude (aires d'autoroutes : noir ; site rural à Villiers en Bois : blanc). Les moyennes et les déviations standards sont représentées. Aucun des deux paramètres ne diffère entre les deux sites.



RÉSUMÉ

L'urbanisation grandissante est certainement à l'heure actuelle parmi les phénomènes à l'origine des changements les plus importants induit par l'homme sur notre planète, et soulève donc de nombreuses questions concernant les conséquences d'une telle perturbation de l'environnement sur la biodiversité. La vie urbaine est souvent caractérisée par des conditions jugées comme contraignantes (fragmentation, dégradation et perte d'habitats, pollutions chimiques, sonores et lumineuses accrues, etc.) pouvant avoir des effets néfastes sur les vertébrés. Cependant, les mécanismes par lesquels l'urbanisation affecte la faune sauvage sont encore très mal compris. Dans ce contexte, l'objectif central de ce doctorat est d'améliorer notre compréhension de l'influence de l'urbanisation sur les espèces de vertébrés évoluant dans les environnements urbains. Pour cela, nous avons exploré, d'une part, l'influence globale de l'urbanisation, et d'autre part, l'impact spécifique de certaines contraintes caractéristiques des milieux urbains (pollution par les métaux lourds et pollution sonore) sur les passereaux, en utilisant une approche fonctionnelle intégrant notamment des études éco-physiologiques et écotoxicologiques. Ainsi, nous avons mis en évidence que les passereaux urbains ne sont pas contraints énergétiquement par leur environnement pendant leur vie adulte, mais qu'en revanche, les conditions fortement modifiées des milieux urbains pourraient contraindre les individus pendant leur développement. De plus, nous avons montré que l'urbanisation est effectivement associée à une contamination par les métaux lourds plus importante, et surtout que des niveaux plus élevés de ces contaminants sont associés à des niveaux de corticostérone plus élevés (degrés de stress plus importants). Enfin, l'étude expérimentale de l'impact de la pollution sonore sur des paramètres très souvent négligés jusque-là (développement, physiologie, comportement anti-prédateur), nous a permis de montrer que le bruit d'origine anthropique pouvait avoir des effets particulièrement complexes sur le développement des vertébrés avec de possibles conséquences à long-terme. L'ensemble de ces travaux soulignent l'importance d'évaluer l'impact des perturbations d'origine anthropique sur le développement phénotypique des individus afin de mieux comprendre l'influence de l'environnement urbain sur les populations de vertébrés.

Mots-clés : Urbanisation, métaux lourds, bruit anthropique, contraintes, condition corporelle, physiologie du stress, corticostérone, développement, télomères, passereaux, moineau domestique, merle noir.

ABSTRACT

Consistent expanding urbanization is certainly among the most important human-induced environmental changes facing our planet today, and thus raises important questions regarding the consequences of such environmental disturbance on biodiversity. Urban life is often characterized by constraining environmental conditions (e.g., fragmentation, degradation and loss of habitats, increased noise, light, and chemical pollutions) that can have detrimental effects on wild vertebrates. However, the mechanisms through which urbanization affects wildlife are still poorly understood. In this context, the main objective of this doctoral research is to improve our understanding of the influence of urbanization on vertebrate species that are able to live in urban environments. To this end, we explored both the global influence of urbanization and the impact of specific factors associated with urban life (trace elements and noise pollutions) on passerine birds, using a mechanistic approach including eco-physiological and eco-toxicological studies. We demonstrated that urban passerines are not energetically constrained by their environment during their adult life, but conversely, that the altered environmental conditions of urban environments could constrain individuals during their development. Furthermore, we showed that urbanization is indeed associated with an increased trace element contamination, and most importantly, that higher levels of these contaminants are related to higher corticosterone levels (i.e., elevated stress levels). Finally, using an experimental approach to study the impact of noise pollution on several parameters that have often been overlooked (development, physiology, anti-predator behaviour), we showed that anthropogenic noise can have particularly complex effects on vertebrate's development, with possible life-long consequences (the urban environment may therefore have life-long consequences for developing birds). Overall, our results emphasize the importance of investigating the impact of human-induced environmental changes on the phenotypic development of individuals to better understand the influence of urban environments on vertebrate populations.

Keywords: Urbanization, trace elements, anthropogenic noise, constraints, body condition, stress physiology, corticosterone, development, telomeres, passerines, House sparrow, European blackbird.